Hörversuche an Fischen ohne Weber'schen Apparat.

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

vorgelegt
am 17.Dezember 1937

von
Gerd Diesselhorst
aus Braunschweig

Berichterstatter: Professor Dr. K. von Frisch
Tag der mündlichen Prüfung: 17. Februar 1938

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität München.)

HÖRVERSUCHE AN FISCHEN OHNE WEBERSCHEN APPARAT[1].

Von

GERD DIESSELHORST.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 3. Mai 1938.)

Inhalt.

Seite

Einleitung 748
Material und Methode 749
I. A. Versuche am Aal 750
1. Obere Hörgrenze 750
2. Versuche mit tiefen Tönen 752
3. Bestimmung der Reizschwelle für den Ton c^1 753
4. Unterscheidung von zwei Tönen 756
B. Höversuche an Mormyriden 759
1. Bestimmung der oberen Hörgrenze 759
2. Hörschärfeversuche 760
3. Unterscheidung von zwei Tönen 762
C. Versuche mit anderen Fischarten 766
1. Versuche mit *Lebistes* 766
2. Versuche mit *Anabas scandens* 767
3. Versuche mit *Periophthalmus* 768
4. Versuche mit *Umbra, Lepomis, Pantodon, Perca* 770
II. Versuche zur Frage der Lokalisation des Schallperzeptionsvermögens beim Aal 771
A. Ausschaltung der Pars superior des Labyrinthes 771
1. Technik der Utriculusoperation 771
2. Tonwahrnehmung nach Ausschaltung der Pars superior 772
B. Ausschaltung der Pars inferior des Labyrinthes 773
1. Technik der Pars inferior-Operation 773
2. Tonwahrnehmung nach Ausschaltung der Pars inferior 774
C. Ausschaltung des ganzen Labyrinthes 777
1. Tonwahrnehmung nach Ausschaltung des ganzen Labyrinthes . . 777
D. Besprechung der Ergebnisse 779
Zusammenfassung 781
Literaturverzeichnis 782

Einleitung.

Eingehende historische Darstellungen der Untersuchungen über das Hören der Fische finden sich in den Arbeiten von STETTER (1929) und v. FRISCH und STETTER (1932), auf die hiermit verwiesen sei. In der folgenden Zeit wurden von v. BOUTTEVILLE (1935) die hervorragenden Leistungen des Gehörsinnes der Ostariophysen auch für die zu dieser Unterordnung gehörenden Familien der Characiniden und Gymnotiden bestätigt. WOHLFAHRT (1936/37) konnte mit verfeinerter Versuchstechnik die relative Unterscheidung von Ganz- und Halbtönen durch Elritzen nachweisen. Ebenso gelang dem gleichen Autor eine Dressur auf Rhythmusunterschiede der gebotenen

[1] D 19.

Tonreize. Tomaschek (1936) stellte eine These auf, die an Hand von Tondressuren mit Elritzen, Zwergwelsen, Bartgrundeln und Flußbarschen den Sitz des Hörvermögens der Fische auf die Lagena festlegen will. Auf diese, mit den vorliegenden experimentellen Ergebnissen nicht immer im Einklang stehende Anschauung wird am Schluß der Arbeit noch kurz eingegangen. Die Versuchsergebnisse Tomascheks zur Tonwahrnehmung des nicht zu den Ostariophysen gehörenden Flußbarsches sind überaus unsicher.

Es seien noch die wichtigsten experimentellen Arbeiten zitiert, die sich mit dem Hörvermögen von Nicht-Ostariophysen, also Fischen ohne Weberschen Apparat befassen. Parker (1904) erhielt mit tiefen Tönen positive Resultate an dem Zahnkarpfen, *Fundulus heteroclitus*, sowie (1910) an dem Acanthopterygier *Cynoscion regalis* und an *Mustelus canis*. Westerfield (1922) gelang es, den Esociden *Umbra lieni* zur Unterscheidung der Quinte d^1a^1 zu bringen. Diese Versuche finden eine kritische Würdigung bei Stetter (1929, S. 398). Froloff (1925) und Bull (1928) gelang die Ausbildung von bedingten Reflexen auf Schallreize bei einer Reihe von Nicht-Ostariophysen: *Perca fluviatilis, Acerina cernua, Gadus morrhua, G. aeglefinus, Cottus scorpius, Corvina nigra, Crenilabrus griseus, Crenilabrus pavo* (Froloff), *Crenilabrus melops, Anguilla vulgaris* (Bull). Eine genauere Analyse des Hörvermögens wurde nicht gemacht, sondern nur die Fähigkeit als solche konstatiert. Bei anderen Arten: *Gasterosteus aculeatus, Cottus bubalis, Pleuronectes platessa, Gobio minutus, Blennius gattorugine* gelang es diesem Autor nicht, Reaktionen auf Töne zu erhalten. Farkas (1936) stellte ein ziemlich gutes Hörvermögen für den Zahnkarpfen *Lebistes reticulatus* fest, dessen Sitz er nach Untersuchungen über Schallschädigung des Labyrinthes, die unserer Meinung nach nicht überzeugend sind, in die Ampulle des horizontalen Bogenganges legen möchte.

Viele ältere Autoren, die in ihren Experimenten den Tönen keine biologische Bedeutung für die Fische gaben, erhielten mit verschiedenen Nicht-Ostariophysen nur negative Resultate. Alle diese Arbeiten finden in den Darlegungen von v. Frisch und Stetter Erwähnung und brauchen deshalb hier nicht noch einmal besprochen zu werden. Negative Versuchsergebnisse müssen, wie auch aus dieser Arbeit hervorgeht, mit größter Vorsicht beurteilt werden und beruhen sicher zum größten Teil auf ungeeigneter Versuchsanordnung. Es sei darauf hingewiesen, daß eine Reihe von Autoren, Benjamins (1916), du Bois Reymond (1917), Denker (1931), Tomaschek (1936) und die vorliegende Arbeit z. B. beim Flußbarsch keine oder nur höchst unsichere Reaktionen auf Töne erzielen konnten, während Froloff (1925) mit geeigneter Methodik bei der gleichen Art Reaktionen verzeichnete.

Durch die Arbeiten von v. Frisch und Stetter ist ein Hörvermögen der Ostariophysen sicher bekannt; sein Sitz ist nach diesen Autoren in der Pars inferior des Labyrinthes zu suchen. Über das Hörvermögen der Fische ohne Weberschen Apparat liegen bis in die neueste Zeit recht widersprechende Angaben vor; so war es von Interesse, an Hand einer eingehenden Untersuchung einiger Arten genaueres hierüber zu erfahren. Zu dieser Frage möchte die Arbeit einen Beitrag liefern.

Für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für größtes Interesse an ihrem Fortgang bin ich Herrn Professor von Frisch zu großem Dank verpflichtet.

Material und Methode.

Die Hauptversuche über die Leistungen des Gehörsinnes sowie alle Versuche zur Frage der Lokalisation desselben wurden am Aal *(Anguilla vulgaris)* durchgeführt.

Anfangs benutzte ich kleine, noch kaum pigmentierte, sog. Steigaale von etwa 10 cm Länge, späterhin fast nur größere von 20—25 cm Länge, die von der Firma Stöckmann, Boizenburg/Elbe, bezogen wurden. Die Versuchstiere wurden durch Exstirpation der Bulbi geblendet und einzeln in Glasaquarien gehalten. Als Futter wurden Regenwurmstückchen oder Pferdefleisch gereicht. Der Aal erwies sich als geeignetes Versuchstier, da er leicht in genügender Menge zu beschaffen, außerordentlich anspruchslos und leicht zu halten und wegen seiner bekannten Zähigkeit operativen Eingriffen gegenüber sehr widerstandsfähig ist. Als Nachteil stellte sich heraus, daß das Labyrinth durch seine Lagebeziehungen zum Schädel operativen Eingriffen nur schwer zugänglich ist, was sich besonders bei Ausschaltung von Teilen desselben unliebsam bemerkbar machte.

Eingehende Versuche über die Perzeptionsfähigkeit von Tönen wurden noch mit 6 Mormyriden der Art *Marcusenius isidori* durchgeführt, die wegen der Verbindung ihres Labyrinthes mit einem vermutlich die Hörschärfe steigernden Apparat besonderes Interesse boten (vgl. v. Frisch 1936, S. 238). Weitere Untersuchungen an verschiedenen Arten wurden hauptsächlich zu Vergleichszwecken herangezogen und dienten vor allem der Feststellung, ob eine Ausbildung bedingter Reflexe auf Töne mit der Methode der Futterdressur als unbedingtem Reiz überhaupt möglich ist. Zu diesen Versuchen wurden benutzt: 14 *Lebistes reticulatus*, 2 *Anabas scandens*, 4 *Umbra krameri*, 3 *Lepomis* spec. ?, 3 *Perca fluviatilis*, 1 *Pantodon buchholzi*, 5 *Periophthalmus koelreuteri*. Die systematische Zugehörigkeit der Versuchstiere zu den Unterordnungen und Familien der Teleostier geht aus folgender Zusammenstellung hervor.

Unterordnung: *Malacopterygii*. Familie: *Mormyridae: Marcusenius isidori*; *Pantodontidae: Pantodon buchholzi* Ptrs. Unterordnung: *Apodes*. Familie: *Anguillidae: Anguilla vulgaris* L. Unterordnung: *Haplomi*. Familie: *Esocidae: Umbra krameri* Müll. *Cyprinodontidae: Lebistes reticulatus* (= *Poecilia reticulata* Ptrs.). Unterordnung: *Percesoces*. Familie *Anabantidae: Anabas scandens* C. V. Unterordnung: *Acanthopterygii*. Familie *Percidae: Perca fluviatilis* L., *Lepomis* spec. ? *Gobiidae: Periophthalmus koelreuteri* Bl. Schn.

Als Tonquelle dienten für die meisten Untersuchungen Edelmannpfeifen, zu Versuchen mit tiefen Tönen obertonfreie Stimmgabeln und zu Schwellenwertsbestimmungen ein Überlagerungssender in Verbindung mit einem elektrodynamischen Lautsprecher, im folgenden kurz als Otoaudion bezeichnet.

I. A. Versuche am Aal.

1. Obere Hörgrenze.

Die Methodik zur Bestimmung der oberen Wahrnehmungsgrenze war im Prinzip die gleiche, wie sie von Stetter bei der Elritze angewandt wurde. Als Tonquelle dienten Edelmannpfeifen. Im Vergleich zu Fischen mit Weberschen Knöchelchen ergab sich beim Aal ein auffallender Unterschied, indem mit c^2 (517 Hz) die Grenze der Wahrnehmungsmöglichkeit bereits erreicht ist, die für Elritzen nach Stetter erst bei Frequenzen zwischen 4600 und 6900 Hz liegt. Ein Ton von 659 Hz (e^2)

wurde nur von einem der daraufhin geprüften Tiere überaus unsicher in wenigen Malen mit Futterreaktion beantwortet, alle anderen Tiere versagten hier bereits eindeutig.

Die obere Wahrnehmungsgrenze für Töne unterliegt beim Aal einer ziemlich beträchtlichen individuellen Schwankung, die sich bei Tieren verschiedener Herkunft und verschiedenen Alters von e^1 (325 Hz) bis c^2 (517 Hz), über etwa 1 Oktave erstreckt, im äußersten Fall bis e^2 (651 Hz). Tiere gleicher Herkunft und gleichen Alters, besonders ältere Tiere, scheinen sich in dieser Hinsicht einheitlicher zu verhalten. Für sie dürfte sich der Grenzbereich ziemlich einheitlich um den Ton c^2 mit 517 Hz gruppieren. Dagegen konnten die kleinen Steigaale von etwa 10 cm Länge, die ich anfänglich zu den Versuchen benutzte, im Durchschnitt weniger hohe Töne wahrnehmen. So lag bei mehreren von ihnen die Wahrnehmungsgrenze bereits bei e^1 (325 Hz). Allerdings gehörte auch Ang 2, das in allen Versuchen am besten reagierende Tier, zu diesen kleinen Aalen. 8 in dieser Versuchsreihe geprüfte große Aale beantworteten alle den Ton a^1 (435 Hz) noch mit großer Sicherheit. Versuche mit c^2 lösten bei den meisten eine Unsicherheit aus, die sich nicht nur in einer Erhöhung der Zahl der Fehler und fraglichen Reaktionen, sondern auch in einer allgemeinen Verschlechterung der Futterreaktion zu erkennen gab. e^2 wurde dann nur von einem Tier (Ang 14) noch unsicher, von allen anderen nicht mehr wahrgenommen.

Die Bestimmung der oberen Wahrnehmungsgrenze von Ang 2 ergab im Dezember 1935 für a^1 noch eine sichere Perzeption. 87 Versuche ergaben: 75 +-, 6 ?, 6 —-Reaktionen. Auch h^1, c^2 und d^2 wurden noch wahrgenommen, jedoch mit ziemlicher Unsicherheit und steigender Fehlerzahl, die in wenigen Versuchen mit e^2 weiterhin zunahm: 2 +, 1 ?, 3 —. Eine spätere Nachprüfung dieser Befunde an demselben Tier im Mai und August 1937 ergab sichere Perzeption bis c^2, also eine Verbesserung der Leistung. e^2 wurde in einer größeren Zahl von gelegentlich eingeschalteten Versuchen, die nicht im einzelnen protokolliert wurden, nie mehr mit Futterreaktion beantwortet. Der Grenzbereich für die Wahrnehmung zwischen den Frequenzen von c^2 und e^2 war bei diesem Tier auffallend, zumal es stets hervorragend klare Reaktionen zeigte, indem es aus Ruhe oder Bewegung meist schon auf den ersten Ton hin zur Wasseroberfläche aufstieg und dort in hängender Stellung suchte. Überhaupt zeigten viele von den kleinen Aalen schon nach verhältnismäßig kurzer Dressurzeit eine sehr deutliche und klare Reaktion im Gegensatz zu den meisten großen, die niemals so schöne Reaktionen ausbildeten, wie z. B. Ang 2, Ang 4, Ang 9 und andere. Mit dem großen Aal Ang 53 wurde am 17. Juli 1937 eine Dressur auf e^1 begonnen. Im Laufe des August und September wurde dieses Tier mit verschiedenen Pfeiftönen dressiert und reagierte dabei einwandfrei, aber meist nicht sehr deutlich. Erst bei neuerlichen Versuchen mit dem Pfeifton a^1, die nach dreiwöchiger Pause am 20. Oktober begannen, zeigte das Tier vom ersten Versuch an eine prächtige Reaktion durch heftiges Vorschnellen des Vorderkörpers an die Wasseroberfläche, wo es den Futterbrocken erwartete.

Eine vergleichende Übersicht der Ergebnisse zeigt Tabelle 1. Zusammenfassend läßt sich sagen, daß mit der eingestrichenen Oktave der Perzeptionsbereich des Aales nach oben hin abgeschlossen ist.

Tabelle 1. Aal. Bestimmung der oberen Wahrnehmungsgrenze für Töne.

Ton, Frequenz	Ang 2			Ang 4			Ang 6			Ang 7		
	+	?	—	+	?	—	+	?	—	+	?	—
c^1 258	35	0	0	208	7	3	91	5	2	20	1	0
d^1 290	1	0	0				8	0	1	6	0	0
e^1 325	57	1	1	10	0	0	9	1	7	6	1	1
f^1 345	6	0	0	Ang 2 (spätere Nachprüfung)								
g^1 387												
a^1 435	75	6	6	5	0	0	0	0	10	21	2	1
h^1 488	5	1	5	3	0	0						
c^2 517	19	7	12	6	1	0				0	1	11
d^2 580	4	2	2									
e^2 651	2	1	3	0		etwa 40						

Ton, Frequenz	Ang 9			Ang 10			Ang 12			Ang 14			Ang 15		
	+	?	—	+	?	—	+	?	—	+	?	—	+	?	—
c^1 258	22	4	0	40	1	0	14	0	2	37	3	0	32	3	0
d^1 290				12	0	6	17	2	3						
e^1 325	36	4	0	1	0	3	6	0	3						
f^1 345	5	1	1	0	1	14									
g^1 387															
a^1 435	0	3	16							84	10	1	79	11	8
h^1 488															
c^2 517										14	4	3	17	4	0
d^2 580															
e^2 651										14	8	25	2	5	40

Ton, Frequenz	Ang 50			Ang 51			Ang 53			Ang 54			Ang 55		
	+	?	—	+	?	—	+	?	—	+	?	—	+	?	—
c^1 258	10	1	0	11	0	0	3	0	0	4	0	1	3	0	0
d^1 290															
e^1 325	48	1	1	58	6	0	8	1	2	21	10	0	21	0	0
f^1 345							1	0	0	5	0	0	5	0	0
g^1 387	17	1	1	14	1	3	18	0	1	4	0	0	4	0	0
a^1 435	13	8	5	20	5	2	11	1	2	6	2	1	9	0	0
h^1 488															
c^2 517	5	5	5	5	6	4	0	1	11	6	2	5	9	0	4
d^2 580															
e^2 651	0	0	4	0	0	4				0	0	11	0	0	11

2. Versuche mit tiefen Tönen.

Da sich in Versuchen mit anderen Fischen gezeigt hatte, daß eine untere Grenze für die Wahrnehmung von mechanischen Schwingungen nicht besteht, wurden Versuche zur Ermittlung einer solchen nicht angestellt. Der Übergang von einer Wahrnehmung durch das Labyrinth, also vom Hören, zu einer Wahrnehmung durch den Drucksinn der Haut, ist im Erscheinungsbild, das sich unserer Beobachtung darbietet,

kontinuierlich. Das besagt nichts gegen die Möglichkeit einer scharfen Trennung, der durch Labyrinth und Drucksinn wahrgenommenen Schwingungen in dem uns nicht zugänglichen Empfindungsleben der Tiere.

Die Versuche wurden mit obertonfreien Stimmgabeln der Firma Edelmann, München durchgeführt. Zur Vermeidung eines Aufsetzstoßes wurde die schwingende Gabel auf eine Schwammgummiunterlage neben dem Aquarium aufgesetzt. Häufige Kontrollversuche mit der stummen Gabel bestätigten, daß die Reaktionen tatsächlich auf die abgestrahlten Schallwellen erfolgten und nicht auf das Aufsetzen der Gabel. Der tiefste geprüfte Ton war D^1 (36 Hz), der von allen 6 damit geprüften kleinen Aalen noch wahrgenommen wurde. Allerdings machte sich bei Ang 5, 6 und 8 bei Versuchen mit diesem Ton eine leichte Unsicherheit in der Reaktion bemerkbar. Besonders auffällig war das bei Ang 5, der bereits bei A^1 (54 Hz) sehr unsichere Reaktionen und viele Fehler zeigte.

Eine ausführlichere Darstellung dieser Versuche erübrigt sich, es soll nur gezeigt werden, daß diese niederen Frequenzen ebenfalls gut perzipiert werden. Tabelle 2 gibt eine zusammenfassende Übersicht. Die schlechten Resultate von Ang 5, 6 und 8 sind vielleicht, wie bei den Versuchen zur Bestimmung einer oberen Grenze besprochen wurde, damit erklärbar, daß bei den Aalen in diesem Altersstadium (es handelt sich um sog. Steigaale) die Perzeptionsfähigkeit für mechanische Schwingungen noch nicht voll ausgebildet ist. Ob eine solche Erscheinung tatsächlich vorliegt, oder ob es sich hier doch nur um eine außerordentlich starke individuelle Variation handelt, kann natürlich nur an Hand eines größeren, eigens auf diese Frage hin untersuchten Materials entschieden werden.

Tabelle 2. Aal. Versuche mit tiefen Tönen.

Tier	G 96 Hz			E 81 Hz			C 64 Hz			A^1 54 Hz			F^1 43 Hz			D^1 36 Hz		
	+	?	—	+	?	—	+	?	—	+	?	—	+	?	—	+	?	—
Ang 2	44	0	0	12	0	1	18	0	0	12	0	0	12	0	0	6	0	0
Ang 4	47	3	0	12	1	0	18	0	0	13	0	0	12	0	0	5	1	0
Ang 5	6	0	0	5	1	0	11	0	1	5	2	4	2	3	7	1	3	1
Ang 6	62	1	1	13	0	0	17	0	0	12	0	0	12	0	0	4	2	0
Ang 7	59	2	0	9	2	1	18	0	0	12	0	0	12	0	0	6	0	0
Ang 8	17	0	0	10	2	0	20	0	0	12	0	0	10	1	1	4	2	0

3. Bestimmung der Reizschwelle für den Ton c^1.

Die Hörschärfe wurde für den im optimalen Perzeptionsbereich des Aales liegenden Ton c^1 (258 Hz) bestimmt. Alle Hörschärfebestimmungen wurden mit dem Otoaudion vorgenommen.

Eine gewisse Ungenauigkeit, die bisher leider nicht beseitigt werden konnte, ergab sich bei der Eichung des Gerätes mit einem Siemensschen Universal-

Geräuschmesser mit Kohlemikrophon. Wegen des ständig vorhandenen Raumgeräusches, sowie des Eigentones des Kohlemikrophons konnten Werte unter 33 Phon nicht mehr gemessen werden. Auch dürften, da aus diesen Gründen eine störungsfreie Eichung nicht möglich war, nach schriftlicher Rücksprache mit Herrn Prof. Scheminzky, Wien, die gefundenen Werte etwas zu hoch sein. Eine genauere Nacheichung war bisher nicht möglich, da die Firma Siemens leider nicht in der Lage war, uns aushilfsweise ein geeigneteres Meßgerät mit eigentonfreiem Kondensatormikrophon zur Verfügung zu stellen. So können die in der Arbeit angegebenen Phonwerte nicht als genaue quantitative Angaben betrachtet, sondern müssen mehr als relative Vergleichswerte zur Hörschärfe der einzelnen Arten angesehen werden.

Versuche zur Feststellung der Reizschwelle für den Ton c^1 wurden an 3 Aalen vorgenommen, an einem von diesen 2mal zu verschiedenen Zeitpunkten. Der Verlauf eines solchen Versuches ist in großen Zügen folgender. Zunächst wird mit einer gut wahrnehmbaren Lautstärke eine einwandfreie und sichere Reaktion ausgebildet. Dann wird die Lautstärke stufenweise so weit erniedrigt, bis eine große Unsicherheit und Häufung von Fehlern im Reaktionsbild auftritt. Von nun an wird mit Versuchsreihen gearbeitet, in denen entweder eine Reihe von Prüfungen mit leisem Ton mit einer Reihe von Prüfungen mit gut wahrgenommener Lautstärke abwechselt, oder es wird von einem sehr leisen Ton ausgehend die Lautstärke so weit erhöht, bis eine einwandfreie Reaktion auftritt. Das öftere Einschalten von Versuchen mit gut wahrgenommener Lautstärke ist notwendig, weil die Tiere, längere Zeit mit schwellennahen Tönen geprüft, dermaßen unsicher werden, daß eine einwandfreie Beurteilung nicht mehr möglich ist. Einzelheiten sind aus dem beigefügten Protokoll von Ang 2 zu entnehmen.

Protokollauszug. Schwellenwertbestimmung mit Otoaudion. Ton c^1.

13. 11. 36. 65 Phon +. 60 Ph ++′+. 55 Ph ++′++. 17. 11. 36. 55 Ph ? 72 Ph ++. 55 Ph +′?+′—?? 18. 11. 36. 55 Ph +′ 60 Ph ++. 55 Ph +′++. 52 Ph +′—. 60 Ph +. 19. 11. 36. 60 Ph ?+′+. 52 Ph +′+++. 23. 11. 36. 60 Ph ——. 76 Ph +. 65 Ph +′+. 60 Ph —+′+′ 24. 11. 36. 60 Ph +. 55 Ph ++′+. 52 Ph +′—+′?+′. 25. 11. 36. 52 Ph +?? 47 Ph ? +′—+′+′. 27. 11. 36. 47 Ph ——?——. 55 Ph +′. 47 Ph —. 52 Ph +′. 47 Ph —. 52 +′. 47 Ph —. 55 Ph +′. 30. 11. 36. 47 Ph —. 60 Ph +′. 47 Ph — 55 Ph ?. 42 Ph ———??—.

Vom 1. 12. bis 12. 12. in 77 Versuchen mit Lautstärken von 42, 38,34 Phon und darunter waren ausschließlich negative Resultate zu verzeichnen.

14. 12. 36. Es folgen wieder Versuche mit einer sicher wahrgenommenen Lautstärke. 65 Ph ?++++++++++. 15. 12. 36. 65 Ph ?+′?++++++′++. 16. 12. 36. 65 Ph ++++.

Zeichenerklärung. + gute Reaktion, +′ schwache Reaktion, ? fragliche Reaktion und — Nichtbeachtung (Fehler).

Für die Reizschwelle des Tones c^1 ergeben sich wie bei der oberen Hörgrenze beträchtliche individuelle Schwankungen. Vorausgeschickt sei, daß zu diesen Bestimmungen besonders gut reagierende, also über dem Durchschnitt fähige Tiere verwendet wurden, weil dieses bei dem im Vergleich zur Elritze weniger ausgeprägten Reaktionsbilde des Aales notwendig erschien, um möglichst klare Ergebnisse zu bekommen. Dem

ist es vielleicht zuzuschreiben, daß die beiden, sehr gut reagierenden Aale, Ang 2 und 7 soviel bessere Ergebnisse erzielten wie der große, sicher nicht über den Durchschnitt hervorragende Ang 30. Ich erinnere daran, daß bei der Feststellung der oberen Hörgrenze die großen Aale durchweg besser abschnitten als die kleinen, eben bis auf die besonders guten Ang 2 und 7.

Die Reizschwelle lag für Ang 7 zwischen 50 und 60 Phon, für Ang 2 zwischen 45 und 55 Phon, für Ang 30 dagegen bedeutend höher, etwa zwischen 60 und 70 Phon. Eine nicht bis zur Reizschwelle durchgeführte Prüfung mit c^1 an Ang 53, bei der dieser Ton ständig wechselnd laut und leise geboten wurde, scheint dem zu entsprechen. Hier setzte in allerdings nicht sehr zahlreichen Versuchen bei 74 Phon bereits eine starke Unsicherheit ein, 72 Phon erzielten in 3 Versuchen noch 2 + und 1 ? Reaktion. Mit Ang 2 wurden 2 Bestimmungen im Abstand von 2 Monaten durchgeführt, von denen die zweite etwas klarere Ergebnisse brachte. Die erste Bestimmung ergab bei etwa 63 Phon noch eine gute Wahrnehmung in 103 Versuchen 80 + (9 ?) 14 —. Die hohe Fehlerzahl beruht auf einer Häufung zu Ende des Versuches nach sehr langem Arbeiten mit leisen Tönen. 57 Phon ergaben in 22 Versuchen 13,6% Fehler. Eine starke Unsicherheit setzte bei 52 Phon ein. Und erst bei 42 Phon halten sich + und — die Wage; jedoch glaube ich, daß hier bereits eine größere Zahl von Zufallsreaktionen vorliegt, denn durch das lange Arbeiten mit schwellennahen Werten war das Tier überaus unsicher geworden und zeigte oft ein der Futterreaktion entsprechendes Verhalten, ohne daß ein Reiz geboten wurde. Dieses trotz wiederholter Einschaltung von Versuchen mit größerer Lautstärke. Bei der zweiten Bestimmung (Protokoll!) ergab sich eine gute Perzeption bis zu 52 Phon. Dann setzte schnell eine auffällige Verschlechterung ein, und mit geringeren Lautstärken als 47 Phon wurde in 83 Versuchen keine positive Reaktion mehr erzielt. Entsprechend der ersten Bestimmung von Ang 2 ist das Bild bei Ang 7. 57 Phon ergaben noch eine gute Perzeption, allerdings mit einsetzender Unsicherheit, die bei 52 Phon so groß ist, daß fragliche Reaktionen und Fehler überwiegen. Die 4 positiven Reaktionen bei 42 Phon sind aus den oben angedeuteten Gründen möglicherweise Zufallsergebnisse. In einer späteren, zu anderem Zweck durchgeführten Versuchsreihe ergab Ang 7 mit c^1 70—75 Phon als Futterton 22 positive und 3 fragliche Reaktionen, eine Lautstärke, von diesem Tier noch sicher wahrgenommen, die bei Ang 30 schon deutlich schwellennah ist und ein Ansteigen der Fehlerzahl zeigt. Lautstärken unter 65 Phon wurden bis auf 2 + und 2 ? Reaktionen bei 55 Phon von Ang 30 in 82 Versuchen nie mehr mit einer Futterreaktion beantwortet.

Tabelle 3 bietet einen Überblick über die Ergebnisse der Hörschärfebestimmung für c^1 im Vergleich zu einer gleichen Bestimmung an Elritzen und Mormyriden.

Tabelle 3. Vergleichende Bestimmung der Hörschärfe für den Ton c[1] an Elritzen (Phox), Mormyriden (M) und Aalen (Ang).

Fisch		Lautstärke in Phon																
		83	82	78	76	72	65	63	60	57	55	52	47	42	38	34	etwa 25	etwa 20
Phox H 1	+				11	7	12		5		26	25	26	27	28	22	2	0
	?				1	0	0		1		2	0	1	6	6	10	4	2
	—				0	0	0		0		1	0	0	5	5	11	4	16
Phox H 2	+	13	6	12	46	38	49		14		14		10	11	16			
	?	3	3	0	2	2	2		0		0		0	0	6			
	—	0	0	0	0	0	13[1]		0		0		0	0	0			
M H 1	+				12	7	12		6		27	23	26	37	36	32	5	0
	?				0	0	0		0		2	2	1	1	1	8	1	4
	—				0	0	0		0		0	0	0	0	2	2	4	14
M H 2	+	35			26	5	39		19		21	14	15	14	7	21	0	1
	?	0			1	0	0		0		0	0	0	0	3	2	1	4
	—	0			0	0	0		0		0	0	0	0	0	3	5	27
I Ang 2	+		71	1	65	55	27	80		17		29		16[2]		0		
	?		0	0	3	1	0	9		2		9		7		0		
	—		2	0	2	3	0	14		3		17		17		2		
II Ang 2	+				6	5	37		15		16	11	3	0	0	0		0
	?				0	0	3		2		7	3	2	2	0	0		0
	—				0	0	0		4		1	2	10	9	10	37		25
Ang 7	+		65	1	57	50	27	67		18		17[2]		4[2]		0		
	?		2	0	5	1	0	14		1		14		7		0		
	—		4	0	12	8	0	17		3		22		26		2		
Ang 30	+	7	7	10	46	28	39		0		2		0	0	0			
	?	0	1	2	3	6	13		0		2		0	0	0			
	—	0	2	1	0	9	13		15		12		10	19	22			

[1] Alle 13 Fehler fallen auf Versuche, bei denen Phox H_2 schlief, was bei dieser Elritze sehr häufig vorkam.

[2] Hier handelt es sich wegen des langen Arbeitens mit schwellennahen Werten sicher zum größten Teil um Zufallsreaktionen (s. Text S. 755).

4. Unterscheidung von zwei Tönen.

Die Tonunterscheidungsversuche beim Aal hatten ihre Schwierigkeit darin, daß der zur Verfügung stehende Tonbereich sehr begrenzt war. Nach oben hin durfte nach den Erfahrungen der Hörgrenzenbestimmung die eingestrichene Oktave nicht überschritten werden, während nach unten hin durch das vorhandene Pfeifenmaterial bei c eine Grenze gesetzt war. Gleichartige Instrumente mußten verwendet werden, damit Fehler vermieden wurden, die sich nach Stetters und Wohlfahrts Ergebnissen durch Klangfarben- und Rhythmusunterschiede einstellen könnten. Trotz der Schwierigkeit, kleine Intervalle von nur einer Oktave zur Andressur benützen zu müssen, was nach Stetter den Lernerfolg ungünstig beeinflußt, konnten bei einigen begabten Tieren überraschend gute Resultate erzielt werden. Eine Differenzdressur wurde mit vier kleinen Aalen durchgeführt, und zwar im Bereich der kleinen und ein-

gestrichenen Oktave. Als Intervall zur Andressur wurde in allen Versuchen eine Oktave benutzt und nach kürzerer oder längerer Lernzeit auch jeweils zur Unterscheidung gebracht. Sehr vorteilhaft für die Beurteilung der Einzelversuche war, daß für die Futter- und Warnreaktion zwei verschiedene motorische Reflexe ausgearbeitet werden konnten. Eine typische Futterreaktion verlief folgendermaßen: Das Tier stoppte im Schwimmen plötzlich ab oder zuckte zusammen, wenn es sich in Ruhelage befand, und stieg dann zur Wasseroberfläche auf, wo es in hängender Stellung oder aufgeregtem Kreisschwimmen bis zur Fütterung umhersuchte. Bei einer typischen Warnreaktion, besser Fluchtreaktion, zuckte das Tier ebenfalls auf den ersten oder zweiten Ton hin zusammen, um dann, oft mit größtmöglicher Geschwindigkeit, dicht am Aquariumsboden davonzuschwimmen. Eine so schöne Fluchtreaktion auf den Warnton gaben vor allem Ang 2 und Ang 9, während Ang 4 und 7 meist ein einfaches Nichtbeachten des Tones, eine „Beherrschungsreaktion" zeigten. Natürlich finden sich an verschiedenen Tagen und bei verschiedenen Versuchen alle Übergänge von Fluchtreaktion bis zur Beherrschung, Ansatz zur Futterreaktion und wirklicher Futterreaktion, also Fehler. Der Futterton erwies sich in allen Versuchen wie bei Stetters Elritzen als assoziativ stärker und wurde bis auf kleine Unsicherheiten in der Zeit der Einführung des Warntones stets hervorragend gut beantwortet, obwohl beim Warnton oft kräftige Strafen durch leichten Schlag mit dem Glasstab erteilt wurden. Als wesentlich verschieden zeigte sich bei einer gut gelungenen Differenzdressur demnach die Richtung der beiden motorischen Reaktionen, nämlich bei der Futterreaktion zur Wasseroberfläche hin und bei der Warnreaktion an den Aquariumsboden, also in die Tiefe. Die gleiche Erscheinung, nur noch eindrucksvoller, bot das Bild einer gelungenen Differenzdressur bei Mormyriden, worüber in einem späteren Abschnitt berichtet wird. Es ist erstaunlich, wie schnell bei manchen Tieren mit der bekannten Futterton-Warntondressurmethode die sichere Unterscheidung einer Oktave erlernt wird. Dafür sei als Beispiel in großen Zügen der Verlauf der Dressur bei Ang 9 gegeben:

Protokollauszug. Mit dem Futterton c^1 der Edelmannpfeife werden vom 31. 3. 36 bis 14. 4. 36 in 40 Versuchen 36 +-, 2 ?, 2 — -Reaktionen erzielt (Festigung der Futterreaktion). Am 14. 4. wird der Warnton c eingeführt; daß der Futterton vom 14.—16. 4. vorübergehend auf d^1 erhöht wird, ist für das Versuchsergebnis belanglos. Nach einer 8tägigen Lernzeit mit insgesamt 40 Futterton- und 31 Warntonversuchen, in der auch die sichere Beantwortung des Futtertones etwas leidet, ist das Ergebnis der gelungenen Dressur vom 23. 4. bis 8. 5. 36 für Futterton c^1: 58 +, 2 ?, 1 — (Fehler) = 1,6% Fehler, für Warnton c: 57 +, 0 ?, 1 — (Fehler) = 1,7% Fehler.

Einen ähnlich glatten Verlauf zeigt die Dressur bei Ang 2 für Futterton a und Warnton a^1. Die Ergebnisse dieser und aller weiteren Differenzdressuren sind aus Tabelle 4 zu entnehmen. Die Warntonfehlerzahl von 8 ist erstaunlich gering, wenn man bedenkt, daß die gesamte Lernzeit

Tabelle 4. Aal. Differenzdressur.

Tier	Dauer	Signal	Reaktion			Zahl der Versuche	% Fehler	Bemerkungen
			richtig	?	falsch			
Ang 2	9. 3. bis 9. 4. 36	Ft a	101	1	1	103		
		Wt a^1	64	12	8	84		
	14. 4. bis 8. 5. 36	Ft a^1	81	3	1	85		Umkehr des Dressursinnes von Ft und Wt
		Wt a	44	10	31	85		
	9. 5. bis 13. 5. 36	Ft a^1	17	0	0	17		
		Wt g	11	1	5	17		
	17. 8. bis 21. 8. 37	Ft h^1	11	0	0	11		
		Wt h	15	3	1	19		
Ang 4	I.	Ft d^1, c^1	26	2	1	29	3,4	
	14. 4. bis 20. 4. 36	Wt c	2	1	17	20	85	Guter Lernerfolg der Dressur
	II.	Ft c^1	41	5	0	46	0	
	21. 4. bis 2. 5. 36	Wt c	26	8	11	45	24,4	
	III.	Ft c^1	43	0	0	43	0	
	4. 5. bis 13. 5. 36	Wt c	33	4	3	40	7,5	
Ang 7	I.	Ft a	61	1	2	64		
	9. 3. bis 26. 3. 36	Wt a^1	11	9	25	45	55	
	II.	Ft a	61	0	3	64		
	27. 3. bis 20. 4. 36	Wt a^1	30	11	25	68	40	Geringer Lernerfolg
	III.	Ft a	65	2	0	67		
	21. 4. bis 8. 5. 36	Wt a^1	43	10	15	68	22	
	9. 5. bis 13. 5. 36	Ft g	17	0	0	17		
		Wt a^1	12	2	4	18	22	
Ang 9	14. 4. bis 8. 5. 36	Ft c^1	80	4	1	85	1,2	
		Wt c	71	9	3	83	3,6	

in diesem Ergebnis inbegriffen ist. Wie aus der Tabelle zu entnehmen ist, folgte zeitlich direkt anschließend der Versuch bei Ang 2, Futter- und Warnton in ihrem Dressursinn zu vertauschen, also a wurde Warnton und a^1 Futterton. Wie ersichtlich, ist das für den neuen Futterton a^1 mit keinen Schwierigkeiten für das Tier verbunden, a^1 verliert binnen 2 Tagen seine bisherige Warntonwirkung und wird mit ausgezeichneten Futterreaktionen beantwortet. Anders beim Warnton. Es erweist sich als ungeheuer schwierig, dem bisherigen Futterton a seine Futterassoziationswirkung zu nehmen und auf der gleichen Bahn eine Hemmung auszubilden. Bis zuletzt treten ständig wieder Verwechslungen auf, ganz fehlerfreie Tage sind nur der 24. 4. und der 5. 5. Doch ist ein Lernerfolg unverkennbar. Wie die über ein Jahr später liegende, nach minimaler Lernzeit (1 Tag) erfolgreiche Dressur auf Futterton h^1 und Warnton h zeigt, hätte eine weitere zeitliche Ausdehnung dieser Versuche auch hier den Erfolg gebracht. Dieser Versuch zeigt gut, wie groß das assoziative Übergewicht des Futtertones über den Warnton ist.

Weniger gut sind die Ergebnisse der Differenzdressur Ft a, Wt a^1 für Ang 7 und Ft c^1, Wt c für Ang 4. Bei letzterem stellt sich nach langer

Lernzeit doch noch ein guter Erfolg ein, die Fehlerzahl für den Warnton sinkt von 85% im ersten Abschnitt auf 7,5% im letzten, während der Futterton wie bei allen Differenzdressuren ständig gut beantwortet wird. Hingegen bleibt die Warntonfehlerzahl bei Ang 7 bis zuletzt recht hoch, wenngleich auch hier ein Lernerfolg unverkennbar ist.

I. B. Hörversuche an Mormyriden.

Für die Versuche standen 6 Exemplare der Art *Marcusenius isidori* zur Verfügung, die aus dem oberen Nil stammen und von einer Hamburger Importfirma bezogen wurden.

Die Haltung der interessanten Tiere war einfach, solange das einzig gern genommene Futter, Chironomidenlarven, in genügender Menge zur Verfügung stand. Während der Versuche wurden die Tiere einzeln in Glasaquarien, $30 \times 22 \times 24$ cm teils mit, teils ohne Pflanzen untergebracht. Die Wassertemperatur wurde mit einem elektrischen Heizer auf 25—28° gehalten. Wegen des überaus schlecht ausgebildeten Gesichtssinnes — die Mormyriden haben auch sehr kleine Augen — erwies sich eine Blendung als unnötig. Oft konnte man beobachten, daß die Tiere eingeworfenes Futter nicht sahen, selbst wenn sie ganz in der Nähe vorüberschwammen. Erst wenn der Fisch sich in unmittelbarer Nähe des Futters befand, wurde dieses bemerkt und aufgenommen. Dieses Zurücktreten des Gesichtssinnes ist für die Ausbildung der motorischen Reaktion außerordentlich günstig. Die Aquarien wurden für die Dressur auf 3 Seiten mit schwarzem Papier verblendet. Gefüttert wurde am Stab mit lebenden Mückenlarven. Als dieses Futter während großer Teile des Jahres nicht in genügender Menge beschafft werden konnte, stellten sich für die Dressur sehr nachteilige Wirkungen ein, da die Tiere anderes Futter (Tubifex, Enchytraeen, Regenwürmer, Fleisch) gar nicht oder höchst ungern nahmen. Infolgedessen litt mit der Zeit die Futterreaktion, und die Tiere kamen in einen schlechten Ernährungszustand bis später wieder Mückenlarven zur Verfügung standen. So mußten mehrere Versuche, besonders die langwierigen Differenzdressuren, vorzeitig abgebrochen werden. Hervorragend schön war bei allen Tieren die Ausbildung der Futterreaktion. Normalerweise schwammen sie langsam im Aquarium herum oder verhielten sich ruhig schwebend in einer gedeckten Ecke. Beim Ertönen des Futtertones kamen sie sogleich an die Wasseroberfläche und suchten dort mit schräg gestellter Körperachse enge Kreise schwimmend umher.

1. Bestimmung der oberen Hörgrenze.

Nach den Ergebnissen der Untersuchung von 4 Tieren liegt bei diesen die obere Hörgrenze einheitlich zwischen c^4 (2069 Hz), welches von allen noch gut wahrgenommen und mit Futterreaktion beantwortet wurde, und g^4 (3100 Hz), welches bei keinem Tier mehr eine einwandfreie Futter-

reaktion auslösen konnte. In Versuchen mit e^4 (2607 Hz) wurden zwei damit geprüfte Tiere unsicher, was aus der Häufung von fraglichen Reaktionen und Fehlern deutlich hervorgeht. Im Laufe der Beobachtung trat besonders klar und eindeutig hervor, wie in dem Bereich zwischen 2069 und 3100 Hz plötzlich bei allen vier unabhängig voneinander geprüften Tieren eine Unsicherheit im Verhalten eintrat. Es wurden des öfteren Futterreaktionen beobachtet, ohne daß ein Schallreiz geboten wurde, was im Gebiet des sicheren Perzeptionsbereiches nie vorkam. Bei weiterer Erhöhung der Frequenz trat völlige Nichbeachtung des Tones ein. Tabelle 5 zeigt eine Übersicht über die Versuche zur Bestimmung der oberen Hörgrenze bei Mormyriden.

Tabelle 5. Mormyriden. Bestimmung der oberen Hörgrenze.

Ton, Frequenz	M 1			M 2			M 3			M 4		
	+	?	—	+	?	—	+	?	—	+	?	—
c^1 258	46	0	0	44	2	0						
a^1 435	10	0	0	9	1	0						
e^2 651	42	0	2	43	1	0	59	1	0	43	1	0
c^3 1034	23	2	0	23	2	0						
e^3 1303	7	0	0	7	0	0						
a^3 1740	10	4	2	14	2	0	42	1	4	28	2	1
c^4 2069	9	1	0	9	1	0	9	1	0	10	0	0
e^4 2607							16	3	4	14	3	6
g^4 3100	0	4	14	0	1	17	0	4	19	0	4	19

Von Interesse sind die Ergebnisse vor allem deshalb, weil sie zeigen, daß die obere Hörgrenze bei diesem Fisch ohne Weberschen Apparat durchaus im Bereich der Hörgrenze von Fischen mit Weberschen Knöchelchen liegt, nach Stetter etwa gleich der von *Cobitis barbatula* ist. Beim Goldfisch liegt die Grenze nach Manning im Bereich der gleichen Oktave (a^4—c^4) und bei *Gymnotus* nach v. Boutteville bereits zwischen a^2 und c^3. Die obere Hörgrenze der Elritze liegt um etwa eine Oktave höher. Dieser Befund sowie alle übrigen Ergebnisse über Hörfähigkeit der Mormyriden stützen die Vermutung, daß die kleine, prall mit Gas gefüllte, häutige, von der Schwimmblase abgeschnürte Blase, die der Wand des Sacculus eng angelagert ist, einen Apparat zur Steigerung der Hörschärfe darstellt. Bei allen anderen nicht zu den Ostariophysen gehörenden Fischen, die bisher daraufhin geprüft wurden, konnte ein Perzeptionsvermögen für so hohe Töne *nicht* festgestellt werden. Eine Untersuchung über die morphologisch-histologischen Verhältnisse des Mormyridenlabyrinthes ist im hiesigen Institut im Gange.

2. Hörschärfeversuche an Mormyriden.

Um einen direkten Vergleich mit dem hohe Töne nicht wahrnehmenden Aal zu haben, wurde der Ton c^1 (258 Hz) zur Bestimmung des Schwellen-

wertes benutzt. Für den gleichen Ton wurde die Bestimmung an 2 Elritzen durchgeführt. Über die Technik derartiger Versuche wurde bereits im Abschnitt über die Schwellenwertsbestimmung am Aal in kurzer Form berichtet. Auch der Schwierigkeiten, die die Messung der Lautstärke in Phon bot, wurde bereits dort Erwähnung getan.

Im ganzen wurden 4 Bestimmungen für den Ton c^1 mit dem Otoaudion durchgeführt, und zwar je zwei zu verschiedenen Zeitpunkten. Dabei kann ein Tier möglicherweise zu 2 Bestimmungen verwendet sein, da die Fische in der Zwischenzeit in einem Sammelbecken untergebracht waren. Das andere Tier (M 2) starb am Abschluß der ersten Versuchsreihe, so daß Hörschärfebestimmungen für c^1 an 3 oder 4 Individuen durchgeführt wurden. Die zuerst durchgeführte Bestimmung vom 26. 6. bis 14. 8. 36 litt sehr unter dem Mangel an geeignetem Futter. Es kam oft vor, daß die Tiere die Annahme unerwünschten Futters verweigerten, worunter allmählich die Futterreaktion litt, was sich natürlich gerade bei Schwellenwertbestimmungen besonders ungünstig auswirkt. In den hohen Fehler- und Unsicherheitszahlen bei Lautstärken, die zur Zeit der zweiten Bestimmung fehlerfrei beantwortet wurden (Tabelle 6), kommen diese ungünstigen Verhältnisse deutlich zum Ausdruck. So lieferte M 2 bei 42 Phon von insgesamt 28 Versuchen 9 Futterreaktionen, 7 fragliche und 12 Fehler. Die gleiche Lautstärke wurde während der zweiten Bestimmung unter günstigen Nahrungsverhältnissen von beiden geprüften Tieren fehlerlos beantwortet (Tabelle 3). Der Versuch zeigt, wie wichtig es zur Erzielung exakter Ergebnisse ist, unter möglichst günstigen, dem Tier nicht nachteiligen Bedingungen zu arbeiten. Dasselbe zeigen die später zu besprechenden Befunde an *Lebistes* im Vergleich mit den Ergebnissen von Farkas.

Tabelle 6. Mormyriden. Hörschärfebestimmung für c^1.

Fisch	Reaktion	Lautstärke in Phon								
		82	76	72	65	60	57	52	42	34
M 1	+	26	31	29	13	27	15	22	21	2
	?	0	3	0	1	0	1	6	5	0
	—	1	0	0	0	2	0	5	2	1
M 2	+	14	30	27	11	31	11	16	9	2
	?	1	3	1	3	5	1	11	7	0
	—	1	1	1	0	2	3	7	12	1

Die Vergleichsversuche an Aal-Elritze-Mormyride vom 20. 10. bis 19. 12. 36 ergaben wie aus Tabelle 3 ersichtlich für die *M.* eine gute Perzeption bis zum Werte von 34 Phon, dem niedrigsten, der mit der vorhandenen Apparatur gemessen werden konnte. Eine gewisse Unsicherheit tritt jedoch bei dieser Lautstärke schon in Erscheinung, um bei weiterem Absinken schnell zuzunehmen. Bei Skalenteil — 30, etwa 20 Phon, ist die Grenze der Wahrnehmung für c^1 erreicht.

Interessanter noch als die Beschreibung einer absoluten Reizschwelle ist das Verhältnis der Hörschärfe verschiedener Arten zueinander. Zu diesem Zwecke wurden vergleichende Untersuchungen an 2 Aalen, 2 Elritzen und 2 Mormyriden angestellt. Und zwar so, daß jeweils ein Aal und eine Elritze, ein Aal und ein Mormyride und eine Elritze und ein Mormyride in zwei nebeneinanderstehenden Aquarien gleichzeitig geprüft wurden. Leider können aus den oben erwähnten Gründen der Schwierigkeit bei der Eichung die Schwellenwerte für Elritze und Mormyriden, die beide ein bedeutend besseres Wahrnehmungsvermögen besitzen als der Aal, für den Ton c^1 nicht mit genügender Genauigkeit in Phon angegeben werden. Lautstärken von 38 Phon wurden von allen 4 Tieren noch gut wahrgenommen, nur bei der Elritze Phox H_1 setzte bereits bei 42 Phon eine Häufung von Fehlern und unsicheren Reaktionen ein, die bei niederen Lautstärken rasch zunahm und bei Skalenteil — 30 (Skalenteil 0 = 34 Phon, Skalenteil 30 = 47 Phon) nur noch Fehlresultate ergab. Nach den Ergebnissen Stetters vermute ich, daß es sich hier um eine nur mäßig gut hörende Elritze handelt. Phox H_2 machte bei 38 Phon in 22 Versuchen noch keinen Fehler, nur 6 unsichere Reaktionen, während der damit verglichene Ang 30 60 Ph schon nicht mehr wahrnahm. Bei den Mormyriden war bei 34 Phon gerade erst ein Einsetzen von Unsicherheit zu beobachten, während ein Erlöschen der Reaktion erst bei Skalenteil —20 bzw. — 30 des Apparates in Erscheinung trat. Wenn es zur Gewinnung eines Annäherungswertes erlaubt ist, erhält man bei Fortführung der gewonnenen Phonkurve für Skalenteil — 30 Werte um 20 Phon.

v. Boutteville fand in einer mit dem gleichen Apparat durchgeführten Hörschärfebestimmung bei Characiniden für den Ton e^2 (652 Hz) eine Wahrnehmungsgrenze bei 17—20 Phon. Die Grenzleistung der Elritze soll für diesen Ton etwa die gleiche sein, obwohl direkt vergleichbare Messungen mit dem Otoaudion nicht vorliegen. Bei dem etwas schlechter hörenden, ebenfalls zu den Ostariophysen gehörenden *Gymnotus electricus* liegt die Reizschwelle für e^2 nach v. Boutteville zwischen 30 und 40 Phon. Wenn diese für verschiedene Frequenzen geltenden Reizschwellen auch nicht unmittelbar zu vergleichen sind, so zeigen sie doch in der Größenordnung eine gute Übereinstimmung zwischen Ostariophysen und Mormyriden. Damit verglichen weist der Aal eine weit geringere Leistung auf. Der Intensitätsunterschied der Reizschwellen für den Ton c^1 zwischen der guthörenden Gruppe und dem Aal beträgt 30—50 Phon.

3. Unterscheidung von zwei Tönen.

In überzeugend klarer Weise gelang bei den vier untersuchten Mormyriden die Ausbildung von zwei verschiedenen motorischen Reaktionen auf Futterton und Warnton. Die Futterreaktion war, wie eingangs dieses

Abschnitts beschrieben, ein lebhaftes Suchen an der Oberfläche. Eine sehr schöne Reaktion bildete sich nach einigen Strafen mit dem Glasstab auf den Warnton hin. Sofort nach Erklingen des Warntones suchten die Tiere ein Versteck auf, nämlich den Raum unter dem zylinderförmigen Heizkörper, der auf einer kleinen Zelluloidbank ruhte. In diesem Häuschen blieb das Tier, solange der Warnton geblasen wurde. Ein Tier, in dessen Aquarium sich kein Heizer befand, schwamm auf das Warnsignal hin mit kurzen schnellen Stößen dicht über dem Aquariumsboden hin.

Im Versuch wurde zunächst ein Intervall von 2 Oktaven, c^3—c^1, zur Andressur benutzt, welches nach minimaler Lernzeit zur ständigen, tadellosen Differenzierung gebracht wurde. Von M 5 und M 6 wurde der Wt c^3 spontan unterschieden und das Unterscheidungsvermögen nach einigen Warnungen ohne eingeschaltete Verwechslungszeit beibehalten. M 4 lernte die Unterscheidung Wt c^1 von Ft c^3 nach 4 Dressurfütterungen und machte dann in 57 Versuchen mit Wt c^1 keinen Fehler mehr (Tabelle 8). Nur bei M 3 dauert die Andressur für Warnton c^1 etwas länger, und zwar 4 Tage mit 16 Dressurfütterungen. Die Kombination Futterton-Warnton ist aus Tabelle 8 zu entnehmen. In weiteren Versuchsreihen wurde bei M 3 und M 4 der Warnton stufenweise an den Futterton c^3 angenähert, bei M 5 und M 6 umgekehrt der Futterton an den feststehenden Warnton c^3. Wie aus Tabelle 7 hervorgeht, unterschieden M 3 und M 4 die Quarte Warnton g^2 Futterton c^3 noch mit großer Sicherheit. Die große Fehlerzahl von M 3 für den Warnton beim Anfangsintervall c^3/c^1 beruht auf noch nicht genügender Festigung der Dressur. Die Qarte c^3/g^2 wurde später in 16 Versuchen mit dem Futterton und 17 Versuchen mit dem Warnton fehlerlos unterschieden[1]. Dann mußten aus Mangel an geeignetem Futter die Versuche abgebrochen werden. M 4 hatte bereits 4 Wochen lang die Annahme nicht genehmen Futters verweigert, nur ab und zu fraß er etwas zur Stillung des ärgsten Hungers. Trotzdem hatte sich in diesem Fall die Reaktionsbereitschaft tadellos erhalten. Das Tier war keinesfalls krank, denn als gegen Ende der Versuche vorübergehend wieder Mückenlarven vorhanden waren, fraß es ausgezeichnet. Derselbe Mißstand machte sich bei den Versuchen mit M 5 und M 6 geltend, so sind besonders die Fehlerhäufungen beim Futterton darauf zurückzuführen und nicht auf Verwechslung der beiden Töne. Aus den Protokollen geht dieser Befund eindeutig hervor. Von diesen beiden Tieren wurde das Intervall e^2/c^3 noch mit Sicherheit unterschieden, bei dem nächsten Schritt, der Quarte g^2/c^3 wurde der Futterton plötzlich dermaßen schlecht beantwortet, daß der Anschein völliger Verwechslung hervorgerufen wird. Der Warnton behielt jedoch merkwürdigerweise seine volle Wirkung, vielleicht weil dieser Ton die ganze

[1] An dieser Stelle sei bemerkt, daß bei allen Differenzdressuren Futterton und Warnton stets in unregelmäßiger Reihenfolge durcheinander geboten wurden.

Tabelle 7. Mormyriden. Differenzdressur.

Tier	Dauer	Signal	Reaktion			Zahl der Versuche
			richtig	?	falsch	
M 3	4. 3. bis 8. 4. 36	Ft c^3	74	1	1	76
		Wt c^1	39	2	5	46
	8. 4. bis 15. 4. 36	Ft c^3	7	0	2	9
		Wt e^1	9	0	0	9
	16. 4. bis 21. 4. 36	Ft c^3	16	1	0	17
		Wt a^1	18	2	0	19
	21. 4. bis 25. 4. 36	Ft c^3	17	0	0	17
		Wt c^2	19	0	1	19
	27. 4. bis 2. 5. 36	Ft c^3	11	0	1	12
		Wt e^2	16	0	1	17
	4. 5. bis 13. 5. 36	Ft c^3	15	1	0	16
		Wt g^2	16	1	0	17
M 4	4. 3. bis 8. 4. 36	Ft c^3	67	6	3	76
		Wt c^1	55	2	0	57
	8. 4. bis 15. 4. 36	Ft c^3	9	0	1	10
		Wt e^1	9	0	0	9
	16. 4. bis 21. 4. 36	Ft c^3	16	0	1	17
		Wt a^1	19	0	1	20
	21. 4. bis 25. 4. 36	Ft c^3	17	1	0	18
		Wt c^2	14	4	2	20
	27. 4. bis 2. 5. 36	Ft c^3	17	0	0	17
		Wt e^2	15	1	1	17
	4. 5. bis 13. 5. 36	Ft c^3	14	1	1	16
		Wt g^2	17	0	0	17
M 5	2. 3. bis 8. 4. 36	Ft c^1	M 76	6	4	86
		Wt c^3	45	1	1	47
	8. 4. bis 15. 4. 36	Ft e^1	1	1	5	6
		Wt c^3	4	0	0	4
	16. 4. bis 21. 4. 36	Ft a^1	7	5	9	21
		Wt c^3	15	1	0	16
	21. 4. bis 25. 4. 36	Ft c^2	15	0	1	16
		Wt c^3	14	0	0	14
	27. 4. bis 2. 5. 36	Ft e^2	15	1	1	17
		Wt c^3	16	0	0	16
	4. 5. bis 13. 5. 36	Ft g^2	4	1	12	17
		Wt c^3	10	2	0	12
M 6	4. 3. bis 8. 4. 36	Ft c^1	57	15	4	76
		Wt c^3	37	8	2	47
	8. 4. bis 15. 4. 36	Ft e^1	5	1	1	7
		Wt c^3	4	0	0	4
	16. 4. bis 21. 4. 36	Ft a^1	13	5	3	21
		Wt c^3	16	0	0	16
	21. 4. bis 25. 4. 36	Ft c^2	15	0	0	15
		Wt c^3	14	0	0	14
	27. 4. bis 2. 5. 36	Ft e^2	18	0	0	18
		Wt c^1	16	0	0	16
	4. 5. bis 13. 5. 36	Ft g^2	3	5	9	17
		Wt c^3	11	1	0	12

Versuchsperiode hindurch der gleiche geblieben war, während der Futterton in Pausen von wenigen Tagen stufenweise verändert wurde und jetzt die Verwechslungsschwelle erreicht hatte. Als Futter nahmen beide Tiere zu dieser Zeit Tubifex einigermaßen gut, so daß ich diesen oft erwähnten Faktor für den Ausfall der Futtertonreaktionen hier nicht verantwortlich machen möchte, sondern die Erreichung der Verwechslungsschwelle für wahrscheinlicher halte. M 5 und M 6 stammen aus einer späteren Sendung als M 1 bis 4, sind also wahrscheinlich verschiedener Herkunft. Als Beispiel bringe ich das Protokoll von M 5, aus dem sowohl die spontane Unterscheidung des neueingeführten Warntones c^3 als auch die Verweigerung des Futters während der Versuche mit Futterton e^1 und a^1 hervorgeht, in deren Gefolge die Fehlerzahlen für den Futterton stark ansteigen.

Protokoll. M 5. Nach vorheriger Andressur auf Ft c^1 am 9. 3. 36. Beginn der Differenzdressur mit Futterton c^1-Wt c^3.

Es bedeutet. Ft + gute Futterreaktion; Ft +′ schwache Futterreaktion; Ft oder Wt ? fragliche Reaktion; Ft — Nichtbeachten des Futtertons (Fehler); Wt + Warnreaktion (verschieden von Nichtbeachtung des Ft); Wt — Warntonfehler.

9. 3. 36. Ft ++++. Wt +. Ft ? Wt +. Ft ? Wt +. Ft +. 10. 3. 36. Wt +. Ft +′. Wt +. Ft +. Wt +. Ft ++. Wt +. Ft +. 11. 3. 36. Ft. +′. Wt ? Ft ++. Wt ? Ft +. 12. 3. 36. Ft +. Wt +. Ft ++. Wt —. Ft. ++. 13. 3. 36. Ft ++. Wt +. Ft ++. Wt +. Ft +. 14. 3. 36. Ft ++. Wt +. Ft +. Wt +. Ft ++. 16. 3. 36. Wt + Ft ++ Wt +. Ft +. Wt +. Ft +′. 17. 3. bis 4. 4. 36 reagiert der Fisch in *36 Versuchen mit Futterton* c^1 33 +, 1 ?, 2 — (Störung durch Putzarbeiten). *In 25 Vers. mit Wt* c^3*:* 25mal richtig mit Wt (+). 6. 4. 36. Fütterung jetzt mit Tubifex. o neben dem Reaktionszeichen = Futter verweigert. *Ft c , Wt* c^3*:* Wt + Ft — Wt + Ft ? ? —o. 7. 4. 36. Ft ? o. Wt + Ft ?o Wt + Ft +′ o. 8. 4. 36. Wt + Ft ?o ?o ?o. Wt ++. *Ft* e^1*, Wt* c^3*:* Ft —o. 14. 4. 36. Ft — o Wt + Ft — Wt + Ft +o ?o. 15. 4. 36. Ft — Wt + Ft —o. Wt +. 16. 4. 36. *Ft* a^1*, Wt* c^3*:* Ft —o—o—o. Wt + Ft —o—o. Wt +. 17. 4. 36. Ft ?o. Wt ? Ft —o. Wt ++. Ft ?o. Wt + Ft —. 18. 4. 36. Ft ? Wt + Ft ? +′. Wt ++ Ft + Wt + Ft +. Von diesem Tage ab konnte wieder mit Mückenlarven gefüttert werden. Sofort setzen beim Futterton wieder Reaktionen ein. 20. 4. 36. Ft — Wt ++ Ft + — Wt + Ft ? Wt +. 21. 4. 36. Ft + Wt + Ft +′+′ Wt +. *Futterton* c^2*, Wt* c^3*:* Ft +′ Wt +.

Vom 22. bis 25. 4. 36 in 15 Vers. mit Ft c^2 : 14+, 1 —, in 13 Vers. Wt c^3: 13 + (richtig).

Vom 27. 4. bis 2. 5. 36 reagiert M 5 in 17 Vers. mit Ft e^2: 15 +, 1 ?, 1 —, in 16 Vers. mit Wt c^3: 16 +.

Vom 4. 5. bis 13. 5. 36 in 17. Vers. mit Ft g^2: 4 +, 1 ?, 12 —, in 12 Vers. Wt c^3: 10 +, 2 ?

Erreichung der Verwechslungsschwelle.

Abschließend läßt sich sagen, daß die untersuchten 4 Mormyriden in bezug auf die Tonunterscheidungsfähigkeit im Durchschnitt bessere Resultate lieferten als Stetters Elritzen. Mit der von Wohlfahrt ausgearbeiteten Methode des direkten Vergleichs von Futter- und Warnton würde sich vielleicht auch hier eine noch weit größere Unterschiedsempfindlichkeit für Töne nachweisen lassen.

I. C. Versuche mit anderen Fischarten.

1. Versuche mit Lebistes reticulatus (= Poecilia reticulata Ptrs.).

Die Hörversuche an 14 Exemplaren von *Lebistes reticulatus* ergaben im wesentlichen eine Bestätigung der Angaben von Farkas. Nur waren die Verhältnisse, unter denen ich arbeitete, für diesen Fisch wohl in vielem ungünstiger als die, unter denen Farkas seine Reaktionen erzielte. Die Fische wurden durch Exstirpation der Bulbi geblendet und einzeln in kleinen, mit *Valisneria* bepflanzten Aquarien gehalten. Da die Aquarien nicht geheizt wurden, betrug die Wassertemperatur in einigen Versuchen unter 18°, welches sichtlich einen ungünstigen Einfluß auf die Reaktionsbereitschaft der Tiere hatte. Ebenso hatte bei dieser gegen operative Eingriffe scheinbar wenig widerstandsfähigen Art die Exstirpation der Augen eingreifende Veränderungen im Verhalten der Tiere zur Folge. Während diese bekannten Aquarienfische in normalem Zustand tagsüber lebhaft in ihrem Behälter umherschwimmen, verhalten sie sich nach der Blendung plötzlich ganz anders. Stundenlang stehen sie ruhend, nur mit schwachen Flossenbewegungen an einer Stelle und schwimmen nur noch wenig. Sie zeigen etwa das gleiche Verhalten, welches Farkas an seinen Tieren zur Nachtzeit beobachtete. Viele neigten auch zu Krankheit und verweigerten auf lange Zeit das Futter. An dieser Stelle möchte ich ausdrücklich betonen, daß derartige Befunde an einer Fischart nicht verallgemeinert werden dürfen. Es steht außer jedem Zweifel und kann von mir aus direktem Vergleich beurteilt werden, daß der gleiche Eingriff, der bei einer Art verderbliche, mehr oder weniger tief eingreifende Folgen zeitigt, für eine andere Art (Elritze, Aal u. a.) überhaupt nicht ins Gewicht fällt, bei wieder anderen *(Umbra, Anabas)* zumindest keinerlei einschneidende Veränderungen in der Vitalität des Fisches zur Folge hat.

Tabelle 8 zeigt eine Übersicht über die Hörversuche mit *Lebistes*. Versuche mit Futterverweigerung wurden nicht mitgezählt. Bei L 13 und 14 handelt es sich um Tiere, die bei einer Wassertemperatur zwischen 15 und 18° gehalten wurden. Der hemmende Einfluß einer um 10° unter

Tabelle 8. Hörversuche

Fisch	c^1 258 Hz			e^1 325 Hz			g^1 387 Hz			a^1 435 Hz		
	+	?	—	+	?	—	+	?	—	+	?	—
L 1							26	4	14			
L 4												
L 7				12	0	0				24	4	4
L 8												
L 9	85	3	9									
L 10	16	3	1	8	0	0	12	0	0			
L 11	40	6	8							95	30	25
L 13										7	15	43
L 14										6	7	23

der natürlichen Umgebungstemperatur (25—28°) dieses Fisches liegenden Wassertemperatur auf die Dressur kommt in der Tabelle deutlich zum Ausdruck. Die obere Grenze der Wahrnehmung soll nach Farkas vom Alter der Fische abhängen und bei jüngeren Tieren höher (1000—1200 Hz) als bei älteren (435—640 Hz) liegen. Das Alter meiner Fische war mir nicht genau bekannt, es wurden teils jüngere, teils ältere Weibchen benutzt, Nach den Ergebnissen an gesunden, gut reagierenden Tieren liegt die Grenze zwischen c^2 (517 Hz) und g^2 (775 Hz), unter optimalen Versuchsbedingungen möglicherweise etwas höher. Diese Ergebnisse decken sich gut mit den Angaben von Farkas. Ebenso wie dieser konnte ich als geeignetsten Dressurton c^1 (258 Hz) feststellen. Trächtigkeitsperioden (*Lebistes* ist lebendgebärend) hatten im Verein mit Freßunlust Herabsetzung der Reaktionsbereitschaft zur Folge.

2. Versuche mit Anabas scandens C. V.

Als Vertreter der Labyrinthfische wurde *Anabas scandens* gewählt. Diese Fische besitzen in den großen Schädelhöhlungen, die zur Aufnahme des Labyrinthorganes (hier ist das akzessorische Atmungsorgan gemeint) dienen, Bildungen, von denen man vermuten kann, daß sie der Schalleitung oder -verstärkung förderlich sein können. Deshalb war eine Untersuchung von Interesse, die auch eine gute Tonwahrnehmungsfähigkeit ergab.

2 Tiere standen zur Verfügung. Anfangs wurden sie ungeblendet in einem mittelgroßen, bepflanzten Aquarium zusammen gehalten. Ein Tier starb im Laufe dieser Versuche an Verpilzung, das andere wurde später geblendet und zu weiteren Hörversuchen benutzt.

Sowohl die ungeblendeten als das geblendete Tier gaben gute Futterreaktionen auf verschiedene Töne der Edelmannpfeife. Die Futterreaktion äußerte sich in aufgeregtem Hin- und Herschwimmen, Schlagen mit den großen Brustflossen und Spreizen der gezackten Rückenflosse. Solange beide Tiere zusammen waren (ungeblendet), erhielt ich nach 51 Dressurfütterungen mit c^1 (258 Hz) in 91 Versuchen mit diesem Ton

mit *Lebistes reticulatus.*

c^2 517 Hz			d^2 580 Hz			e^2 651 Hz			f^2 690 Hz			g^2 775 Hz		
+	?	—	+	?	—	+	?	—	+	?	—	+	?	—
						24	4	2						
30	4	5				30	0	4	17	2	8	2	2	4
						13	1	1						
20	0	0	0	1	2									
24	3	1				0	5	15						

74 + -, 9 ?, 8 —-Reaktionen. Darauf mit e^1: 10 + -, 1 ?, 6 —. Bei sehenden Tieren wirkt der Futterneid beim Zusammenhalten mehrerer begünstigend auf die Ausbildung der Futterreaktion. Eine Übersicht über die Versuche mit dem geblendeten Tier gibt Tabelle 9. Dazu ist zu sagen, daß die Fehler fast alle an Tagen mit verminderter Reaktionsbereitschaft auftraten und sich dann häuften. So gab es Tage, an denen keine einzige positive Reaktion zu erzielen war, obwohl das Tier fraß und auch sonst Wohlbefinden zeigte. Auf alle geprüften Töne im Frequenzbereich von 217—651 Hz konnten motorische Futterreaktionen als bedingte Reflexe ausgearbeitet werden. Nebenbei sei erwähnt, daß *Anabas* ein gut wahrnehmbares Geräusch hervorbringen kann. Dieses klingt etwa so, als ob mit einem harten Gegenstand über eine rauhe Glasfläche gekratzt wird. Es wird beim Kauen mit drei zähnchenbesetzten Platten hervorgebracht, die sich dorsal und ventral im Anfangsteil des Darmtraktus befinden.

Tabelle 9.
Hörversuche mit Anabas scandens.

Ton, Frequenz	+	?	—	Zahl der Versuche
a 217	34	6	3	43
c^1 258	22	0	0	22
e^1 325	23	9	0	32
a^1 435	25	3	6	34
c^2 517	9	5	2	16
e^2 651	23	3	5	31

3. Versuche mit Periophthalmus koelreuteri Bl. Schn.

An 5 Exemplaren der Art *Periophthalmus koelreuteri*, die von einem afrikanischen Fundort stammen, wurden einige Hörversuche gemacht. Zur Zeit der Niederschrift befinden sich die Tiere schon ein Jahr im Zoologischen Institut München. Die Tiere werden zu zweit und zu dritt in je einem großen, mit Sand, Steinen und Brackwasser entsprechend eingerichteten und geheizten Aquarium gehalten. Wasser- und Lufttemperatur werden auf etwa 28° gehalten. Von einer Blendung wurde Abstand genommen, um die kostbaren Tiere nicht etwa dadurch zu verlieren. Das Aquarium wurde für die Versuche an 3 Seiten mit schwarzem Papier abgedeckt. Die Beobachtung erfolgte durch ein Guckloch von 2 × 4 cm. Vor diesem befand sich eine Glasscheibe, die nur von einer Seite durchsichtig sein sollte. Es zeigte sich aber, daß die Verdunklung des Guckloches während der Beobachtung als Schatten auch vom Aquarium aus wahrgenommen werden konnte. Aus diesem Grunde mußte vor jedem Versuch eine ziemlich lange Beobachtungszeit eingeschaltet werden, um die sehr aufmerksamen Tiere nicht auf eine Verdunkelung des Guckloches zu dressieren. Das Futter konnte durch eine Zughebelvorrichtung von oben in eine Ecke des Aquariums eingeworfen werden.

Interessant sind diese Versuche vor allem deshalb, weil sie zeigen, daß Fische auch außerhalb des Wassers Töne perzipieren und bedingte

Reflexe auf Schallreize ausbilden können. Unsere Fische halten sich fast ständig außerhalb des Wassers auf und haben die Gewohnheit, auch ihr Futter am Lande zu verzehren. Alle beobachteten Reaktionen auf Töne fanden statt, wenn die Tiere am Lande waren, zumindest mit dem Vorderkörper sich außerhalb des Wassers befanden. Eine Prüfung der unter Wasser befindlichen Tiere fand nicht statt, da sie sich fast nur bei Beunruhigung längere Zeit unter Wasser aufhielten und dann naturgemäß nicht reagierten. Sehr ungünstig wirkt sich bei so ausgesprochenen Augentieren aus, daß sie bei Intaktbleiben dieses beherrschenden Sinnesorganes nur mangelhafte motorische Reaktionen auf einen bedingten Reiz hin ausbilden, der einem weniger hervorragenden Sinnesgebiet angehört, in diesem Fall auf einen Schallreiz. Ich habe den Eindruck, daß die Tiere sehr häufig den wahrgenommenen bedingten Schallreiz nur in erhöhte psychische Erregung (Aufmerksamkeit) umsetzen und einfach aufpassen, wann der Futterbrocken herunterfällt, dann erst hüpfen sie dorthin und nehmen die Nahrung auf. Ich komme zu dieser Vermutung, weil die Tiere häufig ein Bemerken des Schallreizes nur dadurch kundgaben, daß sie, am Platz verharrend, den Oberkörper aufrichteten und schräg nach oben auf die Futterabwurfvorrichtung blickten. Zuweilen verdrehten sie nur die Augen in Richtung auf den Futterplatz. Dieses war eine ganz deutliche, motorische Reaktion, allerdings nur von geringen Ausmaßen und nur dem mit dem Objekt Vertrauten sicher erkennbar.

Nur bei stärkerem Hunger oder bei sehr unvermutetem Eintritt des bedingten Reizes (nach längeren Pausen), kam es bei den Periophthalmen zu einer stärker ausgeprägten Reaktion, indem sie sich in Richtung auf die Futterstelle ruckartig umwendeten oder gar in kurzen Sprüngen dorthin eilten. Eine derartige unvollkommene motorische Manifestation des bedingten Reflexes erklärt zwanglos die große Zahl von Fehlern und fraglichen Resultaten in diesen Versuchen. Geprüft wurden die Töne c^1—e^2 (258—651 Hz) einer Edelmannpfeife. Die erste sichere Reaktion wurde nach 45 Dressurfütterungen beobachtet. Die Versuche wurden an 3 Tieren in einem Sammelaquarium ausgeführt. Die beiden anderen in einem gleichartigen Aquarium untergebrachten Fische waren nach einmaligem Umsetzen so scheu, daß sie noch Monate später erst nach Eintritt völliger Ruhe an den Futterplatz gingen. Dazu kam, daß dieses Aquarium in einem kaum betretenen Raum stand, während das andere mit den 3 Fischen im viel begangenen Warmhaus untergebracht war, wo die Tiere sehr an Menschen gewöhnt waren. Im Zählversuch ergaben die letzteren 3 in:

167 Vers. mit c^1: 90 +, 49 ?, 28 —. 52 Vers. mit e^1: 38 +, 5 ?, 9 —. 70 Vers. mit a^1: 22 +, 15 ?, 33 —. 9 Vers. mit e^2: 0 +, 4 ?, 5 —.

Aus dem Protokoll ergibt sich eine sehr wechselnde Reaktionsbereitschaft an verschiedenen Tagen. Manche Tage ergaben nur Fehlresultate. Die negativen Ergebnisse mit e^2 liegen inmitten einer Periode guten

Reagierens auf a^1 und e^1, vorher wurden an 2 Tagen mit a^1 und nachher an 2 Tagen mit e^1 nur positive Resultate erzielt, so daß mit 651 Hz wahrscheinlich die Grenze, sicher aber grenznahe Werte erreicht sind. Trotz dem bereits diskutierten großen Unsicherheitsfaktor in der Ausprägung der Reaktion, steht die Fähigkeit zur Bildung bedingter Reflexe auf Schall außer jedem Zweifel. Ob diese Töne aber durch das Labyrinth oder durch ein anderes Sinnesorgan perzipiert werden, muß vorläufig dahingestellt bleiben.

4. Versuche mit Pantodon buchholzi Ptrs., *Perca fluviatilis* L., *Umbra krameri* Müll. *und Lepomis* spec.?

Von den weiteren untersuchten 4 Fischarten konnten nur bei *Lepomis* und an einem Exemplar von *Umbra krameri* mit Sicherheit Reaktionen auf Töne festgestellt werden. Ein nicht geblendeter, gut fressender *Pantodon buchholzi*, in mittelgroßem, bepflanztem und geheiztem Aquarium gehalten, ergab nach mehr als 6wöchentlicher Dressur keinerlei Anzeichen einer Reaktion. Nach 147 erfolglosen Dressurfütterungen mit c^1 und weiteren 31 mit a^1 wurde der Versuch aufgegeben. In unveröffentlichten Versuchen an 2 Exemplaren dieser Art gelang es auch v. Boutteville nicht mit Sicherheit, Reaktionen auf e^2 zu erhalten, es liegen lediglich einige unsichere Ergebnisse vor, die ebensogut auf Zufall beruhen können. Ebenso war es mit der von uns angewandten Methode der Futterdressur unmöglich, an einem geblendeten und zwei ungeblendeten Flußbarschen Reaktionen auf Töne (c^1 Edelmannpfeife) zu erhalten. Diese Versuche wurden nach je 75 Dressurfütterungen abgebrochen. Auch Denker, Tomaschek und ältere Autoren konnten bei *Perca* keine einwandfreien Ergebnisse erzielen. Nur Froloff gelang es, mittels eines elektrischen Schlages als unbedingtem Reiz Reaktionen auf Schall bei dieser Art zu verzeichnen. Das zeigt, wie vorsichtig negative Befunde zu werten sind und daß solche auch allein auf ungeeigneter Methode beruhen können. Bei vielen Fischen, die vorherrschend Augentiere sind und dabei, wenn überhaupt, dann nur geringe Fähigkeit zur Perzeption von Tönen haben, ist die Methode der Futterdressur ungeeignet.

Eine nicht geblendete *Umbra*, bei der der Ton a^1 durch einen Telephonhörer direkt in das Wasser übertragen wurde, gab nach 93 Dressurfütterungen noch keine sichere Reaktion, nur 6 unsichere Ergebnisse. Desgleichen gab ein anderer, ebenfalls nicht geblendeter Fisch der gleichen Art in 71 Versuchen mit dem Ton c^1 der Edelmannpfeife nur 1 positive und 1 fragliche Reaktion. Ein geblendetes Tier dagegen reagierte in 46 Versuchen mit dem gleichen Ton c^1 33mal positiv, 6mal fraglich und 7mal nicht. Die erste Reaktion trat nach 31 Dressurfütterungen auf.

Die Versuche an *Lepomis* erstrecken sich auf zwei nicht geblendete Tiere, von denen eines nach 32 Dressurfütterungen mit c^1 der Edelmannpfeife in 61 Versuchen 45mal positiv, 3mal fraglich und 13mal nicht

reagierte. Das andere, mit dem Ton a^1, durch Telephonhörer direkt auf das Wasser übertragen, geprüft, ergab nach 33 Dressurfütterungen in 80 Versuchen: 69 +-, 2 ?, 9 — -Reaktionen. Ein drittes geblendetes Tier konnte nach der Blendung nicht mehr dazu bewegt werden, vom Stab zu fressen.

II. Versuche zur Frage der Lokalisation des Schallperzeptionsvermögens beim Aal.

A. Ausschaltung der Pars superior des Labyrinthes.

1. Technik der Utriculusoperation.

Der in Urethannarkose betäubte Fisch wird mit feuchtem Filtrierpapier bedeckt und in geeigneter Weise auf den Operationstisch gebettet. Im oralen Winkel des Schnittpunktes von Temporal- und Supratemporalkanal des Kopfseitenorgansystems wird mit der Schere ein Hautstück von 1—4 qmm ausgeschnitten (Abb. 1).

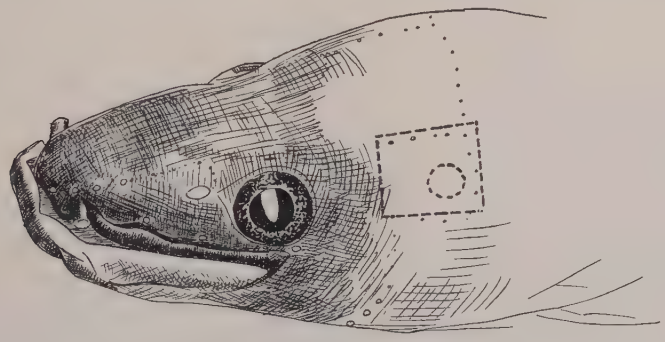

Abb. 1. Aalkopf mit eingezeichneter Lage des Hautschnittes und des Bohrloches für die Utriculusoperation.

Die darunter liegende Muskulatur wird in gleicher Ausdehnung entfernt, um den Schädelknochen freizulegen. Es handelt sich um eine Portion des Musculus adductor mandibulae, der beim Aal äußerst stark ist und den Schädel seitlich und frontal mit verschiedenen Portionen völlig umfaßt, so daß kein Teil des Schädeldaches frei unter der Haut liegt. Das nach Entfernung des Muskels sichtbar werdende Pteroticum wird an der Grenze zum Frontale mit einem feinen zahnärztlichen Rundbohrer durchbohrt. Bohrmehl und Blut werden mit Ringer-Lösung fortgespült. Im Bohrloch erkennt man die Ampulle des vorderen Bogengangs, darunter den Recessus utriculi und die Ampulle des horizontalen Bogenganges. Dieser Komplex wird mit einer feingeschliffenen Uhrmacherpinzette gefaßt und herausgezogen, dabei reißt an der Stelle des sehr engen Canalis utriculo-saccularis die Verbindung mit dem Sacculus. Zuweilen bleibt auch die hintere Ampulle zurück. Besonders bei Mitentfernung derselben geht es ohne heftige Blutung nicht ab. Nach der Operation, das gilt auch für die später zu besprechenden Eingriffe an der Pars inferior, wurden die Tiere stets für 5—10 Tage ohne Fütterung in fließendem Wasser gehalten, um eine Infektion der offenen Wunden nach Möglichkeit zu unterbinden. In einigen Fällen wurde ein Wundverschluß mit Vaseline-Olivenölgemisch (v. Frisch und Stetter 1932) angebracht. Wegen der überaus starken Schleimabsonderung hielt dieser jedoch meist nicht lange.

2. Tonwahrnehmung nach Ausschaltung der Pars superior.

Die Folgen der Entfernung von Utriculus und Bogengangsapparat sind die von anderen Objekten her bekannten und für den Aal von Ewald (1907) beschrieben.

In einigen Fällen trat nach einseitiger Utriculusexstirpation, die mit Freßunlust verbunden war, Herabsetzung der Reaktionsbereitschaft ein. Diese Fälle sind auf Allgemeinstörung zurückzuführen und scheiden aus der Besprechung aus.

Eingriffe an nur einem Labyrinth haben nur ganz geringe und zeitlich nie lang dauernde Ausfallerscheinungen zur Folge.

Ang 53 reagierte vor der Exstirpation der linken Pars superior auf a^1 in 22 Versuchen 22mal ausgezeichnet mit Futterreaktion. 7 Tage nach der gut gelungenen Operation wurde im alten Versuchsaquarium die Dressur wieder aufgenommen, nachdem Futter bereits am Vortage wieder angenommen wurde. Am Tag der Dressuraufnahme wurde der bisherige Versuchston a^1 gar nicht oder höchst unsicher, an den folgenden Tagen mit geringer Verzögerung des Reaktionsbeginns wieder gut mit Futterreaktion beantwortet. Das Bild der Reaktion war das gleiche wie vor der Operation, Verhalten und Aufsteigen zur Oberfläche. Die Gleichgewichtsstörung nach der einseitigen Utriculusexstirpation war am 7. Tage nach der Operation fast völlig auskorrigiert.

Anders ist das Verhalten der Aale nach beidseitiger Entfernung von Labyrinthteilen. Anfänglich wurden die Tiere im Rahmen der Lokalisationsversuche, um möglichst klare Ergebnisse zu erzielen, nur auf die im guten Perzeptionsbereich liegenden Töne c^1 und e^1 dressiert. Da sich später erwies, daß zur Wahrnehmung dieser Töne das Labyrinth überhaupt nicht notwendig ist, erübrigt es sich, die Ergebnisse dieser Teilausschaltungen ausführlich zu besprechen. Nur so viel sei gesagt, daß nach beidseitiger Exstirpation der Pars superior unter Schonung der Pars inferior des Labyrinths in 4 Fällen von 5 verwertbaren eine Periode von 2 bis 3 Wochen auftrat, in welcher der Dressurton völlig unbeachtet blieb, dann setzte die Reaktionsbereitschaft plötzlich wieder ein. Am auffallendsten war die Erscheinung bei Ang 38. Dieses Tier zeigte bis zum 21. Tag nach der Operation in 83 Versuchen nicht eine positive Reaktion, vom 22. Tage an machte es in 26 Versuchen keinen Fehler mehr, es verhielt sich genau so wie die meisten Pars inferior-operierten Tiere. Das Wiedereinsetzen der Reaktionen längere Zeit nach der Operation kann bei nicht genügender zeitlicher Ausdehnung der Versuche leicht zu Fehlschlüssen führen. Nur ein Tier, Ang 36a, reagierte gleich nach beidseitiger Entfernung der Pars superior unvermindert gut auf seinen Dressurton c^1: in 29 Vers. 23 +, 5 ?, 1 — und vor der Operation: in 79 Vers. 59 +, 15 ?, 5 —.

Von den 2 Tieren, die nach Ausschaltung der Pars superior auf beiden Seiten so wie nach Durchtrennung der beiden sensiblen Facialiswurzeln auf den ganzen Perzeptionsbereich bis zur oberen Grenze geprüft werden

sollten, war Ang 51 nicht zu verwenden, da dieses nicht geblendete Tier nach der gutgelungenen Operation nicht mehr vom Futterstabe fressen wollte und nur noch eingeworfene Nahrung aufnahm. Auch eine nachträgliche Blendung änderte dieses Verhalten nicht. Das andere Tier, Ang. 50, zeigte nach der Operation ein Verhalten, welches sich in keiner Weise von dem total-labyrinthexstirpierter Fische unterschied. Nach einer 14tägigen Periode völliger Nichtachtung des Dressurtones c^1 wurde dieser allmählich wieder mit guter Futterreaktion beantwortet, während für e^1 auch 6 Wochen nach der Operation nur ganz vereinzelte eindeutige Reaktionen zu erzielen waren. Vor der Operation lag die obere Grenze bei c^2 517 Hz, nach der Operation bei e^1 325 Hz.

Tabelle 10. Ausschaltung der Pars superior des Labyrinthes beim Aal.

Ang 50	Vor Operation 27. 7. bis 1. 9. 37			Nach Operation 1. 10. bis 5. 11. 37			Bemerkung
Ton	+	?	—	+	?	—	
c^1	10	1	0	21	6	7	3. 9. Pars sup. links entfernt
e^1	48	1	1	9	13	34	10. 9. Pars sup. (bis auf hintere Ampulle) rechts entfernt
g^1	17	1	1	0	0	7	
a^1	13	8	5				
c^2	5	5	5				
e^2	0	0	4				

Ang 20	Vor Operation			I nach Totalextirpation des rechten Labyrinthes			II nach Entfernung der linken Pars superior		
Ton	+	?	—	+	?	—	+	?	—
c^1							28	39	39
e^1	36	1	0	100	46	2	1	2	26

Tabelle 10 zeigt eine Übersicht über das Verhalten von Ang. 50 vor und nach Entfernung der Pars superior auf beiden Seiten. Ein weiteres Tier, Ang 20, bei dem nach Totalexstirpation des rechten Labyrinthes und Entfernung der Pars superior der linken Seite an dieser Seite die Pars inferior mit beiden Otolithen und ihrer Innervation völlig intakt war, zeigte ein völlig gleiches Verhalten. Aus Tabelle 10 geht klar hervor, daß nach der 1. Operation e^1 unvermindert gut wahrgenommen wurde, während nach der 2. Operation, obwohl die noch vorhandene Pars inferior gänzlich unversehrt bleibt, e^1 so gut wie gar nicht mehr wahrgenommen wurde und sogar c^1 nur mehr sehr unregelmäßig mit Futterreaktion beantwortet wurde.

B. Ausschaltung der Pars inferior des Labyrinthes.

1. Technik der Pars inferior-Operation.

Hautschnitt und Freilegung des Knochens wie bei der Utriculusoperation, nur um 1—2 mm nach caudal verschoben. Das Bohrloch liegt im caudalen Randbezirk

des Pteroticum und muß je nach Größe des Fisches einen Durchmesser von 1—2 mm haben, um den großen Sacculusotolithen herausnehmen zu können. Der Eingriff ist nicht leicht und erfordert viel Übung, wenn die Operation ohne Schädigung der Pars superior gelingen soll, denn die anatomischen Verhältnisse lassen nur die eine Möglichkeit zu, den großen Sacculusotolithen mitsamt häutigem Sacculus und der als kleine Ausbuchtung daran hängenden Lagena von oben her zwischen den Bogengängen hindurch herauszuangeln. Wenn die Operation glatt gelungen ist, zeigen die Tiere auch nach beidseitiger vollständiger Entfernung der Pars inferior keinerlei Gleichgewichtsstörungen. Dies ist ein Beispiel dafür, daß die in den Schnittserien stets angetroffenen Leukocytenanhäufungen nicht unbedingt entzündliche Vorgänge anzeigen, die durch Blockierung von nervösem Gewebe an irgendeiner Stelle Ausfallerscheinungen hervorrufen. Denn dann müßten in allen Fällen, in denen die Pars inferior getrennt ausgeschaltet wurde, Gleichgewichtsstörungen durch Schädigung der nervösen Elemente des Bogengangssystems auftreten, was nicht der Fall ist. Vielmehr glaube ich, daß die zahlreichen Leukocyten in den Schnittpräparaten darauf zurückzuführen sind, daß als Folge der Operationsblutungen sich die Leukocyten zur Resorption des geronnenen Blutes in der Labyrinthkapsel ansammeln.

2. Tonwahrnehmung nach Ausschaltung der Pars inferior.

Der einseitige Eingriff zeitigte bei neun daraufhin untersuchten Tieren keinerlei länger dauernde Ausfallerscheinungen. Sowie die Tiere sich nach einigen Tagen Aufenthalt in fließendem Wasser von den unmittelbaren Operationsfolgen erholt hatten und wieder in den Versuchsaquarien untergebracht waren, gaben sie ausnahmslos nach kurzer Zeit wieder gute Reaktionen auf ihren bisherigen Versuchston. Höchstens ergaben die ersten 3 Tage nach Wiederaufnahme der Dressur schlechte Resultate. Eine längere Periode, in welcher der Futterton nicht beachtet wurde, schaltete sich nach einseitigen Eingriffen nie ein. Der Eingriff erstreckt sich nach Kontrolle der Schnittserien in 4 Fällen auf Exstirpation der gesamten Pars inferior unter Schonung der Pars superior, in 4 Fällen auf die Entfernung beider Otolithen der Pars inferior und in einem Fall auf Entfernung nur des Sacculusotolithen. Geprüft wurden die Töne c^1, e^1, a^1 (258—435 Hz).

Betrifft der Eingriff beide Labyrinthe, so sind die Ergebnisse nicht einheitlich und bereiten einer richtigen Deutung vorläufig noch große Schwierigkeiten. Im ganzen wurden 22 Tiere, bei denen entweder die Pars inferior allein oder zusammen mit anderen Labyrinthteilen ausgeschaltet war, auf ihr Verhalten Tönen gegenüber untersucht. Alle Fälle, in denen eine infektiöse Verletzung des Gehirnes im Anschluß an die Operation oder eine sichtbare Herabsetzung der allgemeinen Vitalität, die sich in öfterer Verweigerung des Futters äußerte, festgestellt werden konnten, sollen von der Besprechung ausgeschlossen werden. Im folgenden gelangen außer den Fällen mit beidseitiger Entfernung der Pars inferior auch diejenigen Fälle zur Besprechung, bei denen die Pars inferior allein nur auf einer Seite, auf der anderen Seite dagegen das ganze Labyrinth entfernt wurde. Die Mitentfernung der Pars superior einer Seite war in

den meisten dieser Fälle unbeabsichtigt, kam aber infolge der Schwierigkeit der Operation des öfteren vor.

3 Tiere, Ang 21, 29 und 32, beantworteten die Töne c^1 und e^1 nach beidseitiger Entfernung der Pars inferior oder nur deren Otolithen nach kurzer Zeit schlechten Reagierens wieder gut mit Futterreaktion, was im Hinblick auf die später zu besprechenden Ergebnisse der Ausschaltung des ganzen Labyrinthes nicht verwunderlich erscheint. Dagegen zeigten Ang 2, 22 und 28 eine deutliche Verschlechterung in der Wahrnehmungsfähigkeit auch von c^1 und e^1.

Ang 2 beantwortete nach Ausschaltung eines ganzen Labyrinthes und einer Pars inferior c^1 und e^1 bedeutend schlechter als vor dem Eingriff, obwohl beide Operationen besonders glatt verlaufen waren und das Tier auch 5 Monate nach der Operation keinerlei Schädigungen im Allgemeinbefinden erkennen ließ bis auf die durch Ausfall einer Pars superior bedingte Gleichgewichtsstörung. Diese Störungen wurden beim normalen Schwimmen nach einiger Zeit völlig auskorrigiert, zeigten sich jedoch bis zum Tode noch, wenn das Tier in großer Erregung durch das Aquarium tobte; dann fing es jedesmal wieder an zu taumeln. Auf c^1 ließen sich nach längerer Übung noch recht gute Reaktionen ausbilden, auch noch auf e^1. Dagegen setzte wie bei Ang 52 (S. 778) bei g^1 starke Unsicherheit ein, und auf a^1 ließen sich, zu verschiedenen Zeiten immer wieder geprüft, keine Reaktionen mehr erzielen. Vor dem Eingriff beantwortete dieses Tier c^2 noch mit ausgezeichneter Reaktion, die Grenze lag zwischen diesem Ton und e^2. Es sei ausdrücklich bemerkt, daß von einer Allgemeinschädigung bis auf die geringe Gleichgewichtsstörung keine Rede sein kann. Am 10. 2. 38 starb Ang 2, ohne daß sich längere Zeit vorher Anzeichen einer beginnenden Krankheit bemerkbar machten. Die Sektion ergab keinerlei entzündliche Veränderungen des Darmes und der übrigen Organe. Nahrung wurde bis wenige Tage vor dem Tode wie normal aufgenommen. Das Verhalten Tönen gegenüber blieb bis zum Schluß unverändert. Es zeigte sich also bei Ang 2 eine sehr deutliche Herabsetzung der oberen Hörgrenze sowie auch ein schlechteres Reagieren auf die noch wahrgenommenen Töne nach Entfernung eines ganzen Labyrinthes und der Pars inferior der anderen Seite.

Bei Ang 35 ergab sich nach Entfernung der Pars inferior auf beiden Seiten eine starke Schwächung der Wahrnehmungsfähigkeit bereits für c^1. Bei diesem Tier war, wie die Schnittserie zeigt, außer dem besagten Eingriff auf der rechten Seite der mittlere Teil des horizontalen Bogenganges zerstört. Infolgedessen zeigte es bei Erregung eine leichte Gleichgewichtsstörung, sonst aber keinerlei Schädigung im Befinden. Ein weiteres Tier, Ang 17, reagierte nach Totalexstirption eines Labyrinthes auf a^1 unvermindert gut. Nach Entfernung des Sacculusotolithen der anderen Seite und ebenfalls Zerstörung des horizontalen Bogenganges dieser Seite, der beim Herausnehmen des großen Otolithen riß, wurde

Tabelle 11.
Ausschaltungsversuche der Pars inferior des Labyrinthes beim Aal.

Tier	Reaktion	Vor Operation			Operation I	Nach Operation I			Operation II	Nach Operation II				Bemerkung
		c^1	e^1	a^1		c^1	e^1	a^1		c^1	e^1	g^1	a^1	
Ang 21	+		41		rechts		53		links		35			Reagiert
	?		0		Otolithen		3		ganzes		5			12. Tag na
	—		0		der Pars		0		Labyrinth		1			II. Operati
					inferior									vorher nic
Ang 29	+	44			rechts	103			links	69				Reagiert gl
	?	4			Otolithen	20			Otolithen	15				nach II. O
	—	1			der Pars	4			der Pars	2				ration, anfa
					inferior				inferior					unsicher
Ang 32	+	150			rechts Pars	42			links Pars	22				Reagiert a
	?	10			inferior	4			inferior	1				13. Tag na
	—	1			ganz	0			ganz	1				II. Operati
														vorher nic
Ang 2	+	siehe			rechts	nicht			links Pars	21	20	2	0	
	?	Tabelle 1			ganzes	geprüft			inferior	10	16	5	2	
	—				Labyrinth					18	22	11	58	
Ang 22	+	53			links Pars	48			rechts	36				
	?	3			superior u.	8			Sacculus-	23				
	—	1			Sacculus-	0			otolith	18				
					otolith									
Ang 28	+	30			rechts	55			links Pars	60				
	?	0			Sacculus-	5			inferior zer-	25				
	—	0			otolith	1			rissen, Ent-	5				
									fernung					
									mißglückt					
Ang 35	+	29			rechts Pars	44			links Pars	33				
	?	3			inferior	0			inferior	36				
	—	2				0				64				
Ang 17	+			71	rechts			27	links	0			0	Dressurze
	?			8	ganzes			5	Sacculus-	2			0	zu kurz,
	—			0	Labyrinth			0	otolith	11			37	siehe Tex
Ang 23	+	85			links Pars				rechts	3				Operation
	?	8			inferior				ganzes	8				und II glei
	—	5							Labyrinth	81				zeitig
Ang 19	+		127		links Pars		76		rechts		4			
	?		27		inferior		6		ganzes		12			
	—		7				4		Labyrinth		131			
Ang 33	+	59			rechts Pars	52			links Pars	2				
	?	4			inferior	5			inferior	18				
	—	2				0				102				

a^1 in 37 Versuchen nicht mehr und c^1 in 13 Versuchen nur 2mal mit unsicherer Futterreaktion beantwortet. Hier zeigt sich deutlich, daß Ausfallerscheinungen erst nach dem zweiten Eingriff auftreten, obwohl dieser weniger schwer war als der erste. Dieses Tier war das erste, an dem die Operation auf beiden Seiten durchgeführt wurde. Infolge der der-

zeitigen Unkenntnis der Tatsache, daß nach dem zweiten Eingriff oft eine langdauernde Zeit der Nichtbeachtung des Futtertones auftritt, die dann allmählich oder plötzlich in ein Wiedereinsetzen der Reaktion übergehen kann, wurde der Fisch schon 14 Tage nach der Operation getötet und fixiert. Bei längerer Prüfungszeit hätte vielleicht auch hier eine gewisse Reaktionsbereitschaft wieder eingesetzt.

Ang 23 reagierte nach Entfernung eines ganzen Labyrinthes und der Pars inferior der anderen Seite in 92 Versuchen auf c^1 nur 3mal schwach positiv, 8mal fraglich und 81mal nicht. Ang 19 nach dem gleichen Eingriff auf e^1 in 4 Wochen nur 4mal schwach positiv, 12mal fraglich und 131mal nicht. Nach der ersten Operation, Entfernung der linken Pars inferior, wurde e^1 von diesem Tier gegen vorher unverändert gut wahrgenommen. Ang 33 endlich reagierte nach Entfernung beider Otolithen der rechten Pars inferior auf c^1 unverändert gut, nach Entfernung der ganzen Pars inferior der anderen Seite in 122 Versuchen mit diesem Ton nur noch 2mal schwach positiv, 18mal fraglich und 102mal nicht.

Tabelle 11 gibt einen Überblick über die in diesem Abschnitt besprochenen Operationsbefunde mit kurzer Angabe der Art der Operation.

C. Ausschaltung des ganzen Labyrinthes.

Die Operationstechnik ist die gleiche wie zur Entfernung der Pars inferior.

1. Tonwahrnehmung nach Ausschaltung des ganzen Labyrinthes.

Der einseitige Eingriff hatte bei 2 Tieren keinerlei Folgen in bezug auf die Tonwahrnehmungsfähigkeit und schließt sich den Erscheinungen nach einseitiger Entfernung der Pars inferior völlig an.

Nach beidseitiger vollständiger Labyrinthentfernung sind die Resultate wie nach beidseitiger Pars inferior-Operation widersprechend. In 3 Fällen ergab sich nach völliger Exstirpation beider Labyrinthe, die auf einen Sitz vorgenommen war, fast sofort nach Wiedereinsetzen in das Versuchsaquarium, ein ausgezeichnetes Reagieren auf den bisherigen Futterton e^1, 352 Hz (Ang 42, 44, 52). Besonders eindrucksvoll bei Ang 52, der nach Entfernung der Labyrinthe besser auf diesen Ton reagierte als vorher. Es war nämlich vor der Operation nicht so lange dressiert worden, bis sich der bedingte Reflex gut durchgesetzt hatte. Vor der Operation ergaben sich in 26 Versuchen mit e^1: 9 +, 10 ?, 7 —-Reaktionen, also das typische Bild einer Dressur in der Lernzeit. Nach der Operation waren die ersten beiden Versuche negativ, dann ergaben sich in 36 Versuchen mit e^1: 30 +, 3 ?, 3 —. Die fraglichen und Minusreaktionen fallen dabei zum Teil auf Versuche, bei denen gerade vorher das Tier aus dem Aquarium gesprungen und wieder eingesetzt war. Anschließend wurde Ang 52 im Laufe von 10 Wochen zur Festlegung der

oberen Perzeptionsgrenze auf verschiedene Töne geprüft. Dabei ergab sich, daß auf h, c^1 und e^1 ausgezeichnet reagiert wurde, bei f^1 und g^1 (387 Hz) setzte eine Unsicherheit ein, anfänglich wurden diese Töne noch gut wahrgenommen, späterhin nicht mehr. c^1 und e^1 wurden dagegen bis zum Abschluß der Versuche gut wahrgenommen. Höhere Töne (a^1, h^1, c^2) wurden in insgesamt 45, in die Versuche mit den gut perzipierten Tönen eingeschalteten Versuchen keinmal mit Futterreaktion beantwortet.

Weitere 4 Tiere mit beidseitig exstirpiertem Labyrinth reagierten nach einer anfänglichen Zeit des Nichtbeachtens der Dressurtöne wieder gut auf die Töne c^1 und e^1. Zwei von diesen, die weiter geprüft wurden, zeigten ebenfalls bei g^1 Unsicherheit, während a^1 nicht mehr beantwortet wurde. Dieses Verhalten war auch 3 Monate nach der Operation das gleiche. Nach dieser Zeit zeigten beide Tiere in einigen Fällen, unter weiterhin vielen negativen Versuchen mit diesem Ton, ganz einwandfreie Reaktionen auch auf a^1, während im ganzen genommen das Reaktionsbild sich im Laufe der Zeit verschlechterte und auch bei

Tabelle 12. Beidseitige Ausschaltung des ganzen Labyrinthes beim Aal.

Tier	Reaktion	Vor Operation		Nach Operationen								Dressurperiode kurz auf Operation folgend	Bemerkungen
		c^1	e^1	h	c^1	e^1	f^1	g^1	a^1	h^1	c^2	e^1	
Ang 42	+		54			42							Beide Operationen gleichzeitig
	?		6			1							
	—		0			0							
Ang 44	+		35			32							Desgl.
	?		0			3							
	—		0			1							
Ang 52	+		9	22	26	63	4	8	0	0	0		„
	?		10	0	0	10	0	0	0	0	0		
	–		7	1	2	17	8	12	22	4	7		
Ang 48	+	5	9		15	68		3	4			0	Vor Operation nur kurze Andressur, daher viele Fehler
	?	6	18		6	19		5	11			2	
	—	7	6		11	30		22	35			39	
Ang 49a	+		23		7	56		2	2			1	
	?		7		3	33		6	11			6	
	—		3		15	39		20	40			34	
Ang 30	+	36			29	0						0	Beide Operationen zeitlich getrennt
	?	0			9	9						1	
	—	0			6	16						58	
Ang 55	+	siehe			1	8		0					Siehe Text Seite 779
	?	Tabelle 1			5	3		0					
	—				15	27		3					
Ang 39	+		28		7	1						0	Beide Operationen gleichzeitig
	?		4		12	6						3	
	—		0		19	14						47	

Versuchen mit c^1 und e^1 die Fehler sich häuften, ohne daß die Tiere etwa krank wurden.

Dazu ist allgemein zu sagen, daß die vergleichende Beurteilung der Reaktionen von Tieren mit erhaltenem Gleichgewichtssinn, also Unversehrtheit mindestens *einer* Pars superior, und solchen mit zerstörtem Gleichgewichtssinn auf Schwierigkeiten stößt. Naturgemäß zeigt ein Tier mit fehlendem Gleichgewichtssinn ein anderes, durch die taumelnden Bewegungen und erhöhte Reizbarkeit oft sogar lebhafteres Reaktionsbild wie ein normales.

Ang 30 zeigte von Anfang an eine deutliche, bis zum Schluß des Versuches anhaltende Verschlechterung in der Wahrnehmungsfähigkeit auch von c^1 und e^1, welch letzterer Ton in 84 Versuchen nie mehr mit einwandfreier Futterreaktion beantwortet wurde. Ang 55, der 3 Wochen nach der beidseitigen Labyrinthexstirpation aus dem Aquarium entkam und starb, zeigte in dieser Zeit nur gelegentliche positive Reaktionen auf c^1 und e^1. Für ihn gilt das gleiche, was für Ang 17 im vorigen Abschnitt gesagt wurde (S. 775).

Dem gegenüber steht der Befund an Ang 39. Dieses Tier reagierte in einem Zeitraum von über 4 Wochen nach Exstirpation beider Labyrinthe in 71 Versuchen mit e^1 nur einmal mit Futterreaktion, 9mal fraglich und 61mal nicht, in 38 Versuchen mit c^1: 7 +, 12 ?, 19 —. Aus der Schnittserie sind gegenüber den Tieren mit positivem Befund keinerlei Unterschiede erkennbar. Es zeigen sich also hier nach Ausschaltung beider Labyrinthe, ebenfalls ohne erkennbare Allgemeinschädigung, bedeutende Ausfallerscheinungen auch für den Ton c^1. Tabelle 12 bietet einen Überblick über die nach Ausschaltung des ganzen Labyrinthes auf beiden Seiten gewonnenen Ergebnisse.

D. Besprechung der Ergebnisse.

Die Frage nach dem Sitz der Schallwahrnehmung beim Aal konnte nicht endgültig geklärt werden. Aus den besprochenen Ergebnissen über die Perzeptionsfähigkeit von Tönen nach Ausschaltung beider Labyrinthe erweist sich einwandfrei, daß diese für die Tonwahrnehmung bis zu einer Frequenz von 325 Hz (e^1), vielleicht sogar 435 Hz (a^1) zumindest nicht notwendig sind, sondern daß die entsprechenden Töne durch ein anderes Sinnesorgan perzipiert werden können. Die durchschnittliche obere Wahrnehmungsgrenze normaler, nicht operierter Tiere liegt zwischen c^2 (517 Hz) und e^2 (651 Hz), so daß der beobachtete Ausfall nach Exstirpation der Labyrinthe sich nur auf das geringe Frequenzintervall von ungefähr 400—600 Hz erstreckt, also nur 2 bis im Höchstfall 6 Töne umfaßt. Der gleiche Ausfall tritt nach den bisherigen Resultaten sowohl nach Entfernung des ganzen Labyrinthes als auch der Pars inferior allein auf. Im Gegensatz zu den an der Elritze als Vertretern der

Ostariophysen gewonnenen Erfahrungen steht die Tatsache, daß beim Aal nach Entfernung der Pars superior unter Schonung der Pars inferior fast die gleichen Ausfallerscheinungen zu beobachten sind wie nach Entfernung der Pars inferior. Bei Elritzen ist nach den Ergebnissen von v. Frisch die Pars superior des Labyrinthes an der Tonwahrnehmung gänzlich unbeteiligt.

Die etwaige Behauptung, daß alle beobachteten Ausfallserscheinungen nur auf Operationsshock beruhen könnten, da ja Eingriffe ins Labyrinth in jedem Fall einen schweren Eingriff in die Organisation eines Tieres vorstellen, dürfte aus folgenden Gründen nicht haltbar sein. Einmal ist es nicht einzusehen, wieso ein Eingriff, der, an einer Seite ausgeführt, keinerlei anhaltende Folgeerscheinungen nach sich zieht, plötzlich Ausfallerscheinungen auslöst, wenn er auch an der zweiten Seite ausgeführt wird. Es sei besonders an den Fall von Ang 17 (S. 775) erinnert, bei dem der zweite, offensichtlich weniger schwere Eingriff (Ausschaltung der linken Pars inferior) plötzlich Ausfallerscheinungen hervorruft, während der erste sicher schwerer wiegende Eingriff in die Organisation des Tieres (Totalexstirpation des rechten Labyrinthes) nur am 3. und 4. Tage nach der Operation eine Verschlechterung der Reaktion auf den Dressurton a^1 zur Folge hatte. Außerdem liegen ja Fälle vor (Ang 42, 44, 52), bei denen nach beidseitiger Labyrinthexstirpation die Versuchstöne c^1 und e^1 sofort wieder mit guter Futterreaktion beantwortet wurden, während für höhere Töne sich ein deutlicher Ausfall bemerkbar machte (Ang 52). Etwaige Shockwirkungen können also keinesfalls so stark sein, daß sie eine Perzeptions- oder Reaktionsfähigkeit überhaupt aufheben. Ein weiterer Gegengrund ist, daß die außer dem Labyrinth einzig in Frage kommenden Rezeptoren für Schallwellen, Hauttastsinn und vielleicht Seitenorgansystem ja völlig intakt sind.

Daß die Ausfallerscheinungen nach Entfernung der Pars superior nur auf sekundärer Schädigung der Pars inferior beruhen, ist nicht wahrscheinlich. Da die Entfernung der Pars inferior keine Schädigung der Pars superior hervorruft, die sich in Gleichgewichtsstörungen zeigen müßte, so kann man annehmen, daß auch umgekehrt durch Entfernung der Pars superior die Pars inferior in ihrer Funktion nicht geschädigt wird und daß der Pars superior eine direkte Beteiligung an der Schallwahrnehmung zukommt. Vermutlich werden an der Perzeption der Schallwellen das Labyrinth und ein weiteres, bisher unbekanntes Sinnesorgan, wohl der Tastsinn der Haut, beteiligt sein, von denen der Hauttastsinn Schwingungsfrequenzen bis ungefähr 400 Hz perzipieren kann, während das Labyrinth Frequenzen bis 600 Hz perzipieren kann und außerdem eine gesteigerte Wahrnehmungsintensität zuläßt. Dann würden die Fälle, in denen nach der 2. Operation eine länger dauernde Periode des Nichtreagierens auftrat, der ein allmähliches Wiedereinsetzen der Reaktion folgte, so zu erklären sein, daß nach Ausfall des erstbenutzten Rezeptors

(Labyrinth) ein Umlernen auf den vorher nicht benutzten Rezeptor (Tastsinn) einsetzte. In den Fällen, in denen zeitlich begrenzte Ausfallerscheinungen nicht auftraten, würde dagegen von vornherein der Tastsinn als Rezeptor für die Wahrnehmung gedient haben. Daß die zeitlichen Ausfälle in gewissem Umfang auf Shockwirkung beruhen, ist möglich, wenn auch wenig wahrscheinlich.

Zwei kleine Aale, denen vor zweieinhalb Jahren zum Herausfinden einer geeigneten Operationstechnik noch ohne Übung beidseitig das Labyrinth exstirpiert wurde, zeigen bis auf die nicht auskorrigierten schweren Gleichgewichtsstörungen Wohlbefinden, und sie fressen wie normale Tiere. Diese Aale befinden sich nicht in Dressur, zeigen aber, daß die Operation in bezug auf die allgemeine Vitalität der Tiere gut überstanden wird.

Welches Sinnesorgan für den nach Entfernung der Labyrinthe verbleibenden Teil der Schallwahrnehmung als Rezeptor dient, muß vorläufig unentschieden bleiben, da eine einwandfreie und zugleich möglichst schonende Ausschaltung des Seitensystems beim Aal bisher nicht gelang. Schriever (1935) konnte bei Reizung des Nervus lateralis beim Aal und anderen Fischen mit schallfrequenten Schwingungen bis zu 150 Hz noch Aktionspotentiale vom freipräparierten Nerven ableiten. Mit größeren Schwingungszahlen erhielt er keine Ausschläge mehr. Dieser Befund nebst den sonstigen experimentellen Erfahrungen über die Seitenorgane spricht dafür, daß nicht diese, sondern der Hauttastsinn als Rezeptor in Frage kommt. Ein einwandfreier Nachweis dafür kann noch nicht erbracht werden, da eine für diese Untersuchungen brauchbare Methode zur Ausschaltung des Hauttastsinnes bisher nicht bekannt ist.

Eine Stütze für die Auffassung Tomascheks (1936) konnte sich aus den Befunden am Aal nicht ergeben. Tomaschek will den Sitz des Gehörsinns nach Berechnungen über die Größe des Sinnesepithels bei gut und schlecht hörenden Fischen in die Lagena verlegen. Jedoch wiesen Aale mit beidseitig (Ang 50) oder einseitig (Ang 17, 22) einschließlich ihres Nerven intakter Lagena Ausfallsercheinungen auf, die sich von denen nach Mitentfernung der Lagena nicht unterschieden.

Zusammenfassung.

1. Ein Perzeptionsvermögen für Schallwellen konnte mit der Methode der Futterdressur bei 7 von 9 untersuchten Fischarten ohne Webersche Knöchelchen, also ohne knöcherne Verbindung Schwimmblase-Labyrinth, nachgewiesen werden: *Anguilla vulgaris, Marcusenius isodori, Lebistes reticulatus, Anabas scandens, Periophthalmus koelreuteri, Lepomis* spec ?, *Umbra krameri.*

Bei 2 Arten konnten auf diesem Wege keine Reaktionen auf Töne erzielt werden: *Perca fluviatilis, Pantodon buchholzi.* Die negativen Resultate werden der Methode zugeschrieben.

2. Die Untersuchung von *Periophthalmus* zeigt, daß Fische auch außerhalb des Wassers Töne wahrnehmen können.

3. *Marcusenius isidori* (Mormyridae) und *Anabas scandens* (Labyrinthici), an deren Labyrinth luft- oder gasgefüllte Räume angelagert sind, denen vermutlich eine die Hörschärfe steigernde Wirkung zukommt, wiesen eine besonders gute Hörleistung auf.

4. Die obere Wahrnehmungsgrenze für Töne liegt beim Aal zwischen h^1 (488 Hz) und e^2 (651 Hz), bei *Marcusenius* zwischen c^4 (2069 Hz) und g^4 (3100 Hz), bei *Lebistes* innerhalb der zweigestrichenen Oktave, bei *Anabas* oberhalb e^2, bei *Periophthalmus* mit größter Wahrscheinlichkeit unterhalb e^2 in der eingestrichenen Oktave.

5. Versuche mit tiefen Tönen ergaben für den Aal eine gute Perzeptionsfähigkeit bis D_1 (36 Hz). Tiefere Töne wurden nicht geprüft.

6. Eine vergleichende Bestimmung der Reizschwelle für den Ton c^1 (258 Hz), an 2 Elritzen als Vertreter der guthörenden Ostariophysen 2 Mormyriden *(Marcusenius)* und 2 Aalen durchgeführt, ergab für den Aal eine bedeutend geringere Hörschärfe als für Elritzen und Mormyriden. Die Reizschwelle für c^1 liegt beim Aal mit bedeutenden individuellen Schwankungen zwischen 70 und 50 Phon, bei Elritze und *Marcusenius* etwa zwischen 34 und 20 Phon.

7. Versuche über die Unterscheidung von 2 Tönen ergaben beim Aal die Fähigkeit zur Unterscheidung einer Oktave. Die Mormyriden konnten eine Quarte noch gut unterscheiden. Größere Intervalle (2 Oktaven) wurden von ihnen spontan unterschieden.

8. Die Lernzeit für Einzeltöne unterliegt großen individuellen und artlichen Schwankungen. Besonders beim Aal ist die individuelle Schwankung sehr groß (10 bis über 200 Dressurfütterungen).

9. Versuche über die Lokalisation der Schallperzeption beim Aal als Vertreter der Nicht-Ostariophysen führten zu keinem eindeutigen Ergebnis. Eine Beteiligung des Labyrinthes an der Schallwahrnehmung ist sehr wahrscheinlich. Als weiterer Rezeptor für Schallwellen dürfte der Hauttastsinn in Frage kommen. Wahrscheinlich ist eine Überschneidung des Wahrnehmungsbereiches beider Rezeptoren. Die Beteiligung der einzelnen Teile des Labyrinthes an der Schallperzeption ist beim Aal bisher gänzlich unklar.

Literaturverzeichnis.

Autrum, Hj.: Über Lautäußerungen und Schallwahrnehmung bei Arthropoden. Z. vergl. Physiol. **23**, 332—373 (1936). — **Beaufort, L. F. de:** Die Schwimmblase der *Malacopterygii*. Gegenbaurs Jb. **39**, 526—644 (1909). — **Boutteville, K. v.:** Untersuchungen über den Gehörsinn bei Characiniden und Gymnotiden und den Bau ihres Labyrinthes. Z. vergl. Physiol. **22**, 162—191 (1935). — **Bull, H. O.:** Studies on contitioned responses in fishes I. J. Mar. biol. Assoc. Kingd. **15**, 485—533 (1928). — **Dobben, W. H. van:** Über den Kiefermechanismus der Knochenfische. Arch. néerl. Zool. **2**, 1—72 (1935). — **Dykgraaf, Sven:** Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane an Fischen. Z. vergl. Physiol. **20**, 162—214 (1934). — **Ewald, W.:** Die Fortnahme des häutigen Labyrinthes und ihre Folgen beim Flußaal. Pflügers Arch. **228**, 322—328 (1907). — **Farkas, B.:** Zur Kenntnis des Hörvermögens und des Gehörorgans der Fische. Acta oto-laryng. (Stockh.) **23**, 499—532 (1936). — Das Gehör der Fische und die *Christae acusticae*. Acta oto-laryng. (Stockh.) **24**, 53—82 (1936). — **Franz, V.:** Das Mormyridenhirn. Zool. Jb., Abt. Anat. Ontog.

32, 465—491 (1912). — **Frisch, K. v.:** Über den Gehörsinn der Fische. Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. **11** (1936). — **Frisch, K. v. u. Sven Dykgraaf:** Können Fische die Schallrichtung wahrnehmen? Z. vergl. Physiol. **22**, 641—655 (1935). — **Frisch, K. v. u. H. Stetter:** Untersuchungen über den Sitz des Gehörsinns bei der Elritze. Z. vergl. Physiol. **17**, 688—801 (1932). — **Froloff, I. P.:** Bedingte Reflexe bei Fischen. I. Mitteilung. Pflügers Arch. **208**, 261—271 (1925). — Bedingte Reflexe bei Fischen. II. Mitteilung. Pflügers Arch. **220**, 339—349 (1928). — **Löwenstein, O.:** Experimentelle Untersuchungen über den Gleichgewichtssinn der Elritze. Z. vergl. Physiol. **17**, 806—854 (1932). — **Manigk, W.:** Der Trigemino-Facialis-Komplex und die Innervation der Kopf-Seitenorgane der Elritze. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **28**, 64—106 (1934). — **Nolte, W.:** Experimentelle Untersuchungen zum Problem der Lokalisation des Assoziationsvermögens im Fischgehirn. Z. vergl. Physiol. **18**, 255—279 (1932). — **Schriever, H.:** Aktionspotentiale des Nervus lateralis bei Reizung der Seitenorgane von Fischen. Pflügers Arch. **235**, 771—784 (1935). — **Stannius, H.:** Das peripherische Nervensystem der Fische. Rostock 1849. — **Tanturri, V.:** Considerazioni anatomiche e fisiologiche sul labirinto di alcuni teleosti con speciale riguardo al problema dell'udito dei pesci. Rass. ital. Otol. **9**, 7—56 (1936). — **Tomaschek, H.:** Beiträge zur Klärung der Frage über das Hören der Fische. Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. u. Physiol. **56**, 553—580 (1936). — Histologische Untersuchungen des Gehörorgans von *Trutta fario*. Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. u. Physiol. **58**, 159—162 (1937). — **Wohlfahrt, Th.:** Ein neuer Versuch über das Tonunterscheidungsvermögen der Fische. Verh. dtsch. zool. Ges. **1936**, 135—140. — Über rhythmisches Gefühl und Tonunterscheidung bei Elritzen. Sitzgsber. Ges. Morph. u. Physiol. München **45**, 1—7 (1937).

Lebenslauf.

Ich wurde am 28. Oktober 1911 als Sohn des Hochschulprofessors Hermann Diesselhorst und seiner Frau Pauline, geb. Lange in Braunschweig geboren. Ich besuchte eine dortige Volksschule und anschließend das Wilhelm-Gymnasium in Braunschweig, wo ich Ostern 1931 die Reifeprüfung bestand. Anschließend studierte ich zwei Semester an der Technischen Hochschule in Braunschweig und ein Semester an der Universität Greifswald die Fächer Botanik, Chemie, Geographie und Zoologie. Im Wintersemester 1932/33 ließ ich mich beurlauben, um als Ausbilder beim damaligen Luftschutztrupp Eckehardt des Oberleutnant Rossbach in dieser Form einen freiwilligen Arbeitsdienst abzuleisten. Im Sommersemester 1933 studierte ich wieder in Greifswald Zoologie und Botanik und darauf zwei Semester Chemie an der Technischen Hochschule Braunschweig. Im Wintersemester 1934/35 schrieb ich mich an der Universität München ein. Hier begann ich im Zoologischen Institut im Sommer 1935 eine Doktorarbeit über das Hörvermögen von Fischen ohne Weber'schen Apparat.